

~~S 8380~~

D 2
R. Kändler

Ref. 47152

Untersuchungen
über Fortpflanzung, Wachstum und Variabilität
der Arten des Sandaals in Ost- und Nordsee,
mit besonderer Berücksichtigung der Saisonrassen
von *Ammodytes tobianus* L.

Habilitationsschrift
zur Erlangung des Dr. phil. habil.
der Hohen Philosophischen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität
zu Kiel

vorgelegt von

DR. RUDOLF KÄNDLER

Kustos für Fischereibiologie am Institut für Meereskunde der Universität Kiel

K i e l 1 9 4 1



Diese Arbeit erschien in
„Kieler Meeresforschungen“ Band V, Heft 1 (1941) 45-145.

Inhaltsverzeichnis.

| | |
|---|-----|
| I. Einleitung | 46 |
| II. Material und Methoden | 49 |
| III. Die Lage der Laichzeiten | 53 |
| IV. Auftreten und Verbreitung der Jugendstadien | 62 |
| 1. Artunterschiede der Jugendstadien | 63 |
| 2. Jugendstadien von <i>Ammodytes</i> in der Ostsee | 68 |
| a) <i>Ammodytes marinus</i> | 69 |
| b) <i>Ammodytes tobianus</i> Frühjahrslaicher | 77 |
| c) <i>Ammodytes lanceolatus</i> | 81 |
| d) <i>Ammodytes tobianus</i> Herbstlaicher | 82 |
| 1. Jugendstadien von <i>Ammodytes</i> in der Nordsee | 85 |
| a) <i>Ammodytes marinus</i> | 85 |
| b) <i>Ammodytes tobianus</i> | 89 |
| c) <i>Ammodytes lanceolatus</i> | 92 |
| V. Der Otolith als Ausweis der Geburtszeit und der Rassen- zugehörigkeit | 94 |
| 1. Die Struktur der Otolithen | 96 |
| 2. Vergleich zwischen Otolith und Schuppe | 99 |
| VI. Das Wachstum | 103 |
| a) <i>Ammodytes marinus</i> | 103 |
| b) <i>Ammodytes tobianus</i> Frühjahrslaicher | 105 |
| c) <i>Ammodytes tobianus</i> Herbstlaicher | 106 |
| d) <i>Ammodytes lanceolatus</i> | 108 |
| Übersicht und Vergleich des Wachstumsverlaufes | 110 |
| VII. Die Häufigkeit der Arten im Untersuchungsgebiet | 115 |

| | |
|---|-----|
| VIII. Variationsstatistische Untersuchungen | 118 |
| 1. Die Variabilität der Flossenstrahlen- und Wirbelzahlen in Ost- und Nordsee | 119 |
| 2. Korrelationen zwischen Flossenstrahlen- und Wirbelzahlen . . . | 129 |
| Zusammenfassung | 134 |
| Schriftenverzeichnis | 137 |
| Tabellen I—V | 140 |

I. Einleitung.

Den unmittelbaren Anlaß für die vorliegenden Untersuchungen bildete die Entdeckung einer für die nordeuropäischen Meere neuen *Ammodytes*-Art durch D. S. RAITT (1934). An Hand von Wirbel- und Flossenstrahlenzählungen erbrachte er den Nachweis, daß die bisherige Art *Ammodytes tobianus* L. nicht einheitlich ist, sondern zwei unterschiedliche Formen umfaßt, die einander in ihrem Äußeren zwar weitgehend ähneln, sich aber in der Zahl der Wirbel und der Strahlen in Rücken-, After- und Brustflossen erheblich unterscheiden. Der neu entdeckten Art wurde der Name *Ammodytes marinus* beigelegt und als Laichzeit das zeitige Frühjahr angegeben. Demzufolge seien ihr auch die gewaltigen Larvenmengen zuzuschreiben, die im März die nordwestliche Nordsee bevölkern und bisher irrtümlich zu *A. tobianus* gerechnet worden wären. Diese Art laiche im Sommer. Damit schien auch die herrschende Verwirrung hinsichtlich der Laichzeit der früher als *A. tobianus* angesehenen Tiere geklärt, die man sowohl im Frühling als auch im Sommer in laichreifem Zustande gefunden hatte. Während der über 6 Jahre geführten Untersuchungen in den schottischen Gewässern wurden weit mehr *Ammodytes marinus* als *A. tobianus* erhalten. Die erstgenannte Art hat eine größere Verbreitung, sie wurde sowohl in den Küstengewässern der Ost- und Westküste wie auch weiter in See und bei den Shetlands und Färöer gefunden, während *A. tobianus* auf die Küstennähe beschränkt ist. Die Sandaale bilden in allen Größen, von den Jugendformen bis zum erwachsenen Fisch infolge ihres massenhaften Vorkommens eine sehr wichtige Nahrung für viele Nutzfische. Die neue Art ist dadurch auch fischereilich indirekt von großer Bedeutung.

Bereits im Juni 1932 hatte ich während Fischereiuntersuchungen in den pommerschen Gewässern eine Anzahl Sandaale für vergleichende variationsstatistische Untersuchungen gesammelt, ihre Bearbeitung jedoch zunächst zurückgestellt, da ich mit ähnlichen umfangreichen Untersuchungen an der Scholle beschäftigt war. Auf die 1934 erfolgte Veröffentlichung von D. S. RAITT hin zählte ich sofort bei diesen Fischen Wirbel und Flossenstrahlen und stellte dabei das Vorkommen von *A. marinus* auch in der Ostsee fest.

Das Auffinden einer neuen Art hat natürlich auch eine Überprüfung der Sammlungen notwendig gemacht, die von G. DUNCKER und E. MOHR (1935) in Angriff genommen worden ist. Eine Durchsicht der Bestände des Hamburgischen Zoologischen Museums ergab tatsächlich, daß die Mehrzahl der meist als *A. tobianus* bezeichneten Tiere der Art *A. marinus* angehört, die nach den Fundortangaben eine sehr weite nördliche Verbreitung hat (Grönland und Weißes Meer). Einige Exemplare stammten aus der Nordsee, keines davon jedoch aus der Strandregion. Als echte *A. tobianus* erwiesen sich nur Tiere aus Küstennähe (Helgoländer Düne, Elbmündung). Die Verfasser geben an, daß *A. marinus* neben den ventrolateralen Hautfalten noch einen dritten, etwas niedrigeren Hautsaum

in der Medianlinie des Bauches besitzt, der *A. tobianus* fehle. Ich habe jedoch an den zahlreichen Exemplaren, die mir vorgelegen haben, in dieser Hinsicht keinen wesentlichen Unterschied feststellen können, ein niedriger kielartiger ventraler Hautsaum findet sich bei beiden Arten.

Wenn im folgenden die für unser Faunengebiet neue Art weiterhin mit dem ihr von D. S. RAITT gegebenen Namen *A. marinus* benannt wird, so muß hierzu ein Vorbehalt gemacht werden. Es war von vornherein sehr wahrscheinlich, daß sie mit der bisher nur von Grönland bekannten Art *Ammodytes dubius* REINH. identisch ist. Diesem Namen kommt also wohl die Priorität zu, doch die endgültige Namensgebung mag den Systematikern überlassen bleiben. In seiner im Erscheinen begriffenen Bearbeitung der „Fische der Nordmark“ belegt ihn G. DUNCKER bereits mit dem letztgenannten Namen und bezeichnet ihn als „Nordischen Tobias“, da er in den Küstengewässern der Nordmeere der einzige Vertreter der Gattung zu sein scheint (mündliche Mitteilung).

Bei Aufnahme der Untersuchungen hatte ich zunächst nur im Sinne, nähere Aufschlüsse über die Häufigkeit von *A. marinus*, daneben auch von der bisher wenig beachteten Art *Ammodytes lanceolatus* LESAUV. zu gewinnen. Bei der Schwierigkeit der Unterscheidung von *A. tobianus* und *marinus* versprach der Zustand der Geschlechtsorgane wichtige Hinweise auf die Artzugehörigkeit zu geben. Nach RAITTs Bekundungen waren im Frühjahr laichende und abgelaichte Exemplare von *A. marinus* zu erwarten, im Sommer solche von *A. tobianus*.

Doch bereits die erste Probe, die ich Anfang Mai 1935 von der Elbmündung aus dem Beifange eines Krabbenfischers erhielt, lehrte, daß die Verhältnisse keineswegs so einfach liegen. Neben einer größeren Anzahl *A. lanceolatus* fanden sich wohl einige laichreife und abgelaichte Tiere. Diese gehörten aber, wie die Zählung der Wirbel und Flossenstrahlen einwandfrei erwies, keineswegs *A. marinus* an, sondern der altbekannten Art *A. tobianus*. Die neue Art war in der Probe nicht vertreten.

Die Feststellung, daß *A. tobianus* tatsächlich im Frühjahr laicht, überraschte aufs höchste und wurde der Anlaß, das Problem der Laichzeit nochmals eingehend an Hand eines möglichst großen Materials von verschiedenen Plätzen der deutschen Nord- und Ostseeküste fortlaufend über ein Jahr hin zu untersuchen. Die Arbeit gestaltete sich ziemlich langwierig und umfangreich, da der ganze Fragenkomplex es notwendig machte, den Kreis der Untersuchungen immer weiter zu ziehen. Andererseits bot sich die reizvolle und lohnende Aufgabe, die Biologie zweier* Fischarten unter Anwendung verschiedenartiger Methoden fischereiwissenschaftlicher Forschung eingehend zu ergründen, über die bislang nur verhältnismäßig wenig Zuverlässiges bekannt war. Da sich im folgenden öfters die Notwendigkeit ergeben wird, die Feststellungen und Meinungen früherer Untersucher anzuführen und ihre Beobachtungen entsprechend den jetzigen Untersuchungsergebnissen zu deuten, kann zunächst auf eine Übersicht der vorhandenen Literatur verzichtet werden.

Um die bislang immer noch bestehende Verwirrung hinsichtlich der Laichzeiten der *Ammodytes*-Arten zu beseitigen, habe ich die Ergebnisse der Reifeuntersuchungen in einer kurzen Mitteilung niedergelegt (1937) und gezeigt, daß man beim kleinen Sandaal — d. h. bei der Gruppe *A. tobianus-marinus* — nicht weniger als drei Laichperioden unterscheiden kann. Sehr früh im Jahre, im Januar und Februar, wahrscheinlich schon

im November beginnend, laicht die neue Art *A. marinus*. Im Frühjahr — März bis Mai — und dann wieder nach einer Pause von 2 Monaten im Spätsommer — August bis September — liegen die Laichzeiten von *A. tobianus*. Diese doppelte Laichzeit findet ihre Erklärung in dem Vorhandensein zweier Saisonrassen, die sich zwar äußerlich nicht unterscheiden, aber hinsichtlich der Flossenstrahlen- und Wirbelzahlen erhebliche Unterschiede aufweisen. Wir haben bei dieser Rassenbildung des kleinen Sandaales eine vollkommene Parallele zum Hering vor uns. Beide Saisonrassen kommen an den deutschen Küsten der Nord- und Ostsee vor, und im Verlaufe der über ein Jahr hin geführten Untersuchungen gelang es, ihre Wachstums- und Fortpflanzungsverhältnisse zu klären. Daß dies glückte, daß insbesondere auch außerhalb der Laichzeiten und bei jugendlichen Tieren die Rassenzugehörigkeit individuell einwandfrei festgestellt werden konnte — was man bei den Angehörigen der Heringsrassen in gemischten Schwärmen im allgemeinen nicht vermag —, dies ist dem Umstand zu verdanken, daß jeder Fisch einen Ausweis seiner Rassenzugehörigkeit in Gestalt der Otolithen bei sich führt. Diese sind nicht einheitlich ausgebildet, woraus sich zunächst große Schwierigkeiten für die Altersbestimmung ergaben. Bei eingehendem Studium fand ich, daß zwei Typen vorherrschen, die den Frühjahrs- und Herbstlaichern zugeordnet werden konnten. Die Ursache für die verschiedenartige Ausbildung der Otolithen liegt in der verschieden langen Dauer der ersten Wachstumsperiode bis zum Stillstand des Wachstums im ersten Winter. Nachdem ich mich in das Otolithenbild eingelesen hatte, konnten nicht nur die geschlechtsreifen Tiere, sondern auch die jugendlichen auf ihre Rassenzugehörigkeit hin bestimmt werden. Damit war die Möglichkeit gegeben, das Wachstum jeder Rasse während des 1. und 2. Lebensjahres bis zum Eintritt der Geschlechtsreife zu verfolgen.

Auch bei der Unterscheidung von *A. marinus* und *A. tobianus* erwies sich der Otolith als sehr nützlich. Nach meinen Erfahrungen kann man beide Arten lebend unschwer auseinanderhalten. Durch die blaugrüne Färbung der Oberseite ähnelt *A. marinus* weitgehend der Art *A. lanceolatus*, *A. tobianus* ist dagegen in der Regel mehr gelbgrün und heller gefärbt. Auch in konserviertem Zustande hat *A. marinus* eine etwas dunklere Färbung, wenn dies auch bei schlecht erhaltenen und gequetschten Fischen kein untrügliches Merkmal ist. Deshalb ist der Otolith ein willkommenes Hilfsmittel, da die Zählung der Flossenstrahlen und Wirbel einmal umständlich, zum anderen oft auch gar nicht eindeutig ist, wie noch dargelegt werden wird.

Die dritte Art, *A. lanceolatus*, laicht im Juni—Juli. Sie ist an ihren besonderen Merkmalen, namentlich an dem weit vorspringenden Unterkiefer, dem dunklen Fleck zwischen Schnauzenspitze und Auge und den zwei kleinen Zähnen am Vomer leicht kenntlich. Auch der Otolith dieser Art hat ein charakteristisches Gepräge, er nimmt bis zu einem gewissen Grade eine Mittelstellung ein zwischen denen der beiden *tobianus*-Rassen, entsprechend der Lage der Laichzeit, die zwischen beider Fortpflanzungszeiten liegt.

Während in der vorerwähnten Mitteilung, ihrem Zweck entsprechend, die Ergebnisse der Reifeanalysen der aus verschiedenen Jahreszeiten stammenden Proben etwas ausführlicher dargestellt sind, konnten die übrigen nicht minder wichtigen Feststellungen nur kurz gestreift werden. In den vorliegenden Ausführungen habe ich mir nun die Aufgabe gestellt, an Hand des gesamten Beobachtungsmaterials und unter Berücksichtigung früherer Untersuchungen, namentlich von Larvenfängen, ein möglichst erschöpfendes Bild

von der Fortpflanzung, dem Wachstum und den rassischen Verhältnissen der drei *Ammodytes*-Arten zu geben. Bei der Darstellung soll auf die methodische Seite der Untersuchungen besonderer Wert gelegt werden, um zu zeigen, wie hierbei die Hilfsmittel fischereiwissenschaftlicher Forschung — Otolithenanalyse, Längenmessungen, Reifebestimmungen, Aufsuchen der Jugendformen und variationsstatistische Untersuchungen — eingesetzt wurden. Daß dabei noch manche Frage offen bleiben wird und manche Feststellung der Nachprüfung und Ergänzung bedarf, versteht sich bei dem Umfange des in Angriff genommenen Aufgabenkreises von selbst.

II. Material und Methoden.

Bei der Planung der Untersuchungen und der Materialbeschaffung waren zwei Gesichtspunkte maßgebend: Zur genauen Ermittlung der Laichzeiten war es notwendig, wenigstens während der Dauer eines Jahres in kürzeren Zeiträumen Proben auf den Zustand der Geschlechtsorgane hin zu prüfen; als Ergänzungen hierzu dienten Untersuchungen über die Verbreitung der pelagischen Jugendformen. Andererseits sollten die morphologischen Merkmale, insbesondere die Zahl der Wirbel und Flossenstrahlen vergleichsweise im deutschen Küstengebiet der Nord- und Ostsee untersucht werden, um so eine sichere Grundlage für die Unterscheidung verschiedener Populationen und Rassen zu erhalten.

Da die Untersuchungen vorwiegend auf die Ostsee abgestellt waren, wurden an ihrer ausgedehnten Küste mehrere Beobachtungsplätze ausgewählt, bei deren Auswahl die Möglichkeit der Materialbeschaffung mit maßgebend war. Es sind dies Travemünde, Saßnitz, Kolberg und Neukuhren (Ostpreußen); an den drei erstgenannten Orten war die Fischereiaufsicht in dankenswerter Weise bei der Beschaffung und Zusendung der Fangproben behilflich, in Neukuhren die Fischereistation der Universität Königsberg. Um eine breitere Vergleichsgrundlage zu erhalten, war es notwendig, auch das deutsche Küstengebiet der Nordsee mit in die Untersuchungen einzubeziehen. Hier beschränkte ich mich auf zwei Plätze, Helgoland und die Elbmündung. In entgegenkommender Weise wurde ich dabei von der Biologischen Anstalt Helgoland unterstützt. Die Fangproben von der Elbmündung erhielt ich durch einen Cuxhavener Krabbenfischer.

Nur ein geringer Teil des bearbeiteten Materials an erwachsenen Fischen wurde bei biologischen Untersuchungsfahrten erhalten und konnte frisch auf die Geschlechtsreife hin untersucht werden. Die Hauptmenge wurde konserviert bearbeitet. Da erfahrungsgemäß die Sandaale, zumal bei warmer Witterung, schon nach kurzer Zeit sich zu zersetzen beginnen und der Zerfallsprozeß von den Organen der Leibeshöhle ausgeht, kann eine exakte Geschlechts- und Reifebestimmung an frischem Material nur an Ort und Stelle sofort nach dem Fange vorgenommen werden. Auch ein späteres Fixieren der häufig verletzten und stark gequetschten Tiere nützt dann nicht viel. Es ist deshalb notwendig, die Fische nach dem Fange sofort in Formalin zu konservieren. Hierfür waren jedoch nicht immer, wie in Helgoland, Kolberg und Neukuhren, sachkundige Helfer vorhanden. Um den Fischern, die ich mit der Lieferung von Fangproben beauftragt hatte, die Arbeit des Konservierens möglichst zu erleichtern, sandte ich ihnen ein größeres Blechgefäß und eine kleine Flasche konz. Formalin mit der Weisung, das Gefäß halb mit See-

wasser zu füllen, das Formalin zuzugeben und die Fische möglichst bald nach dem Fange einzulegen. Nach wenigen Tagen erhielt ich dann die Fangprobe zugeschickt, die sich stets in einem ganz ausgezeichneten Erhaltungszustand befand. Die Fische wurden alsbald im Laboratorium nach 1—2tägigem Wässern bearbeitet. Ein längerer Aufschub der Untersuchung ist nicht ratsam, da die Otolithen vom Formalin angeätzt und dadurch unleserlich werden. Bei Verwendung von nicht zu starkem Formalin waren sie jedoch auch nach 14 Tagen noch kaum angegriffen.

Die Bearbeitung einer Probe gestaltete sich folgendermaßen: Zunächst wurden die leicht kenntlichen *A. lanceolatus* aussortiert. Das übrigbleibende Gemisch von *A. tobianus* und *A. marinus* wurde gemessen und in cm-Gruppen eingeteilt. Dabei gaben sich schon häufig einzelne Exemplare durch ihre dunkle Färbung als Angehörige der Art *marinus* zu erkennen. Daraufhin wurden gruppenweise von jedem Tier die Otolithen genommen und sofort unter dem Binokular bei schwacher Vergrößerung (10—20fach) betrachtet. An ihnen ist rasch und bei entsprechender Übung meist völlig eindeutig die Art- bzw. Rassenzugehörigkeit ihres Trägers abzulesen. Waren auf diese Weise *A. marinus* und *A. tobianus*, und diese wiederum in Früh- und Spätläicher getrennt, so folgten Geschlechts- und Reifebestimmungen. Nach Bedarf wurde dann ein Teil der Probe für variationsstatistische Untersuchungen aufbewahrt bzw. sogleich vorbereitet.

Zu den einzelnen Arbeitsgängen ist folgendes zu bemerken:

Messungen. Die Tiere wurden in der üblichen Weise bis auf das untere volle Zentimeter gemessen, wobei die größte Länge von der Schnauzenspitze bis zum Ende der nach der Mitte zusammengefalteten Schwanzflosse genommen wurde. Exemplare des 1. Jahrganges wurden in der gleichen Weise auf halbe Zentimeter, Jugendstadien auf Millimeter gemessen. Die mittleren Längen sind unter Berücksichtigung der durch die Abrundung der Messungen nach unten notwendig werdenden Korrektur von + 0,5 Einheiten angegeben. Da in der Regel konservierte Fische untersucht wurden, ist mit einer geringen Schrumpfung gegenüber der Lebendgröße zu rechnen (etwa 2—3%), was jedoch kaum ins Gewicht fällt, da die Werte ja vorwiegend vergleichend betrachtet werden.

Geschlechts- und Reifebestimmungen. *Ammodytes* besitzt, im Gegensatz zu den meisten anderen Knochenfischen, nur eine einzige Gonade, die aber an einer das Organ der Länge nach durchziehenden Scheidewand erkennen läßt, daß sie durch die Verwachsung paariger Geschlechtsdrüsen entstanden ist.

Bei der Bezeichnung der Reifestadien folgte ich der von FR. HEINCKE entworfenen siebenteiligen Skala. Obwohl die Bestimmungen an konservierten Fischen vorgenommen wurden, machten sie im allgemeinen keine Schwierigkeiten. Entsprechend ihrem Wesen wird die Reifung der Geschlechtsorgane vor allem an folgenden Merkmalen deutlich: Der Vergrößerung der Gonade, ihrer Färbung und der Ausbildung der Geschlechtszellen. Die durchschnittliche Größe der reifenden Eier und das Vorhandensein von wohlentwickelten Spermatozoen sind weitere wichtige Anhaltspunkte hierfür. Wenn der Reifungsvorgang auch kontinuierlich erfolgt und die einzelnen Stadien nicht in allen Fällen deutlich gegeneinander abzugrenzen sind, so bereitete doch die Zuordnung der einzelnen Tiere zu einem der unterschiedenen 6 Reifestadien (wenn man von Stad. I = jugendlich absieht) im allgemeinen keine Schwierigkeiten. Bei dem Bemühen, den Reifecycclus der Gonaden, insbesondere der Ovarien, bei 4 Formen in seinem jahreszeitlichen Ablauf genau festzulegen,

zeigte es sich mit aller Deutlichkeit, daß keine Veranlassung vorliegt, durch Angabe von Zwischenstadien der Reifung die Untersuchung zu komplizieren oder gar die Richtigkeit und Zweckmäßigkeit derartiger Bestimmungen in Frage zu stellen, weil die einzelnen Stadien schlecht gegeneinander abzugrenzen sind und ihre Dauer z. T. noch nicht genau bekannt ist.

Im Reifecyclus des Ovariums heben sich drei Perioden hervor, die es in erster Linie zeitlich festzulegen gilt: (1) Reifung. Sie beginnt mit einer Volumenzunahme des Ovariums und Vergrößerung der reifenden Eier infolge Dotteraufnahme (Stad. III) und führt in ihrer weiteren Entwicklung dazu, daß der Eierstock die gesamte Leibeshöhle erfüllt und auftreibt (Stad. IV). Sie endet damit, daß die Eier ihre definitive Größe erreichen und glasig zu werden beginnen (Stad. V). (2) Laichbereitschaft und Entleerung. Dieser Zustand kennzeichnet die zeitliche Lage des Laichvorganges. Die Bereitschaft zur Eiablage zeigt sich darin, daß das Ovar prall mit glasigen Eiern angefüllt ist (Stad. VI). Das lebende, frisch gefangene Tier entläßt bei leichtem Druck reife Eier, es „fließt“ — wobei allerdings vorausgesetzt werden muß, daß es beim Fange nicht zu sehr gedrückt worden ist, da es sonst bereits alle völlig reifen Eier abgegeben hat. In diesem Falle darf das Fehlen von fließendem Laich nicht falsch gedeutet werden, erst die Besichtigung des aufgeschnittenen Ovars lehrt, ob das Tier tatsächlich noch vor dem Laichen steht oder damit bereits begonnen hat. Hier liegt eine Quelle für Fehlbestimmungen, die man zu vermeiden trachten muß, zumal bei vielen Fischen (z. B. Plattfischen) das Ovarium nicht in seiner Gesamtheit, sondern abschnittsweise ausreift, so daß sich der Laichvorgang über längere Zeit hinzieht. Bei konservierten Tieren ist das Kriterium des „fließenden Laiches“ natürlich nicht anwendbar, und da bei *Ammodytes* alle Eier auf einmal reifen und in kurzer Zeit abgestoßen werden, wurden halbausgelaichte Tiere nur selten beobachtet. Häufiger fand ich in dem erschlafften, mit einer rötlichen, wässrigen Flüssigkeit angefüllten, zusammengeschrumpften Ovarium noch eine größere Anzahl reifer Eier, ein deutliches Anzeichen dafür, daß das Tier vor geraumer Zeit abgelaicht hatte (Stad. VII). Solche zurückgebliebenen Eier, die später degenerieren und resorbiert werden, kennzeichnen das Ende des Laichvorganges und sind im aufgeschnittenen Ovarium meist schon mit bloßem Auge, nötigenfalls unter Zuhilfenahme des Mikroskopes, leicht zu erkennen. Sehr bald nach der Entleerung beginnt die letzte Phase des Reifuncyclus, die wieder zu einer erneuten Eireifung überleitet: (3) Ruhestadium. Es ist gekennzeichnet durch geringen Umfang des Organes und kleine Eier mit großem Keimbläschen, die auch mit einer schwachen Lupe nicht zu erkennen sind (Stad. II). In ihm wird die Regeneration des abgelaichten Eierstockes vollendet; Spuren der vorausgegangenen Laichtätigkeit sind nicht mehr zu erkennen, es sei denn am Vorhandensein von schmutzig-gelbem oder bräunlichem Pigment, das vielleicht von den Öltropfen der nicht abgestoßenen und resorbierten Eier stammt. Das Ruhestadium geht mit dem Wachstumsbeginn des Ovars wieder in die Phase der Reifung über. Andererseits ist es auch zwischen diese und die jugendliche Phase des Ovariums eingeschaltet, mit der es durch allmählichen Übergang verbunden ist. Diese selbst ist leicht als solche zu erkennen, solange das Ovar noch einen langen rundlichen Strang von weißlicher bis blaßrosa Farbe darstellt (Stad. I).

Der Reifuncyclus der männlichen Gonade verläuft grundsätzlich in der gleichen Weise, ist jedoch nicht in allen Stadien so klar zu erkennen, da die reifen Samenelemente

erst bei starker Vergrößerung sichtbar werden. Bei konservierten Tieren ist deshalb der Eintritt der Laichbereitschaft (Stad. VI) und das Ende der Entleerung (Stad. VII) oft nicht ohne weiteres zu bestimmen. Die Regeneration der abgelaichten männlichen Gonade erfolgt ziemlich rasch, und es bereitet häufig gewisse Schwierigkeiten, am Vorhandensein geringer Mengen von Sperma die vorausgegangene Geschlechtstätigkeit festzustellen. Auch der Beginn der Reifung, äußerlich sichtbar an der Größenzunahme der Gonade (Stad. III), ist nicht immer deutlich gegen das Ruhestadium (Stad. II) abzugrenzen. Diese unvermeidbaren Ungenauigkeiten haben jedoch keine erhebliche Bedeutung, da für den Ablauf des Reifecyclus und insbesondere für die Laichtätigkeit in erster Linie die Verhältnisse beim weiblichen Geschlecht zu bewerten sind. Im allgemeinen beginnt das Laichen der Männchen früher und zieht sich längere Zeit hin, die Eiablage ist dagegen auf einen kürzeren Zeitraum beschränkt und kennzeichnet damit weit besser Lage und Dauer der Fortpflanzungszeit.

Zur Entnahme der Otolithen wurde, ähnlich wie beim Hering, ein Schnitt kurz vor dem hinteren Rande des Kopfschildes in die Schädelkapsel geführt. Dann kann man den Kopf nach unten klappen und aus dem entstandenen Spalt die Otolithen mit einer Pinzette herausnehmen.

Die Zählung der Wirbel und Flossenstrahlen wurde stets nur nach vorangegangener Färbung mit Alizarin vorgenommen, um sie so exakt wie möglich auszuführen. Zu diesem Zwecke wurden große Tiere einseitig (links) filetiert, und zwar so, daß Rücken- und Afterflosse unbeschädigt blieben. Kleinere Tiere gelangten ohne vorheriges Filetieren, nur nach Entfernung der Eingeweide, in die Farbflüssigkeit und blieben darin etwa 2 Tage. Während dieser Zeit werden auch die im Fleisch liegenden Skelettelemente gefärbt. Ich zählte zuerst Brust-, Rücken- und Afterflosse, legte darauf eine Seite der Wirbelsäule bloß und zählte diese, stets unter Benutzung eines Binokulars (5—10fache Vergrößerung).

Zur elektiven Knochenfärbung verwandte ich eine wässrige alkoholische Alizarinlösung, deren Herstellung an anderer Stelle (KÄNDLER 1935) ausführlich beschrieben ist (1 Teil Alkohol 96%, 4 Teile Aqua dest., dazu eine ausreichende Menge einer konz. Lösung von Alizarin siccum in 96proz. Alkohol, unter Zusatz einiger Tropfen einer Sodalösung, bis die Flüssigkeit tief bordeauxrot aussieht; verbrauchte Farbe wird durch erneute Zugabe von konzentrierter Farblösung ersetzt).

Die statistische Auswertung der erhaltenen Zahlenreihen konnte in verhältnismäßig einfacher Weise erfolgen, da im allgemeinen der Mittelwert M , die Standardabweichung oder Streuung σ und der mittlere Fehler m zur Charakterisierung einer Probe ausreichen. Um die Abhängigkeit zweier Variablen voneinander zu prüfen, wurde der Korrelationskoeffizient r nach der BRAVAISSchen Formel ermittelt. Bei den Rechnungen verfährt man zweckmäßig nach den von W. JOHANNSEN (1926) gegebenen Anweisungen.

Eine wesentliche Stütze und Ergänzung der Untersuchungsergebnisse an den erwachsenen Fischen bilden die Larvenfänge zu verschiedenen Zeiten des Jahres. Dafür habe ich einmal das während früherer Forschungsfahrten gewonnene und tabellarisch in verschiedenen Veröffentlichungen, namentlich solchen der Biologischen Anstalt Helgoland, niedergelegte Beobachtungsmaterial bearbeitet, zum anderen neues Material auf Untersuchungsfahrten mit dem R.-F.-D. „Poseidon“ und mit Fischkuttern gesammelt. Ferner stellte mir Dr. BÜCKMANN in freundlicher Weise Beobachtungen und Larvenfänge

aus der südlichen Nordsee zur Verfügung. Hierbei handelt es sich immer um Beobachtungen, die nebenbei gemacht worden sind, da das Hauptziel der Arbeiten auf See durch andere Aufgaben bestimmt war. Die Auskünfte, die wir dadurch über das Vorkommen und die Verbreitung der *Ammodytes*-Larven erhalten, sind deshalb z. T. recht unvollkommen, und in dieser Richtung müssen die Untersuchungen noch weiter fortgeführt werden.

III. Die Lage der Laichzeiten.

Die Angaben in der Literatur über die Laichzeiten der *Ammodytes*-Arten in Nord- und Ostsee sind z. T. recht widersprechend. Dies ist hinsichtlich der Art *A. tobianus* verständlich, da man einmal die im Frühjahr massenhaft auftretenden Jugendstadien einer bis vor kurzem noch unbekannten, in der offenen See lebenden Art zu Unrecht der Art *A. tobianus* zuschrieb. Zum andern mußte das Vorkommen von geschlechtsreifen Tieren fast während des ganzen Jahres eine falsche Vorstellung über die Dauer der Laichzeit erwecken. Man erkannte zunächst nicht, daß die zu verschiedenen Zeiten des Jahres laichenden Tiere nicht einer einzigen Art angehören, sondern zwei Arten, von denen die eine überdies noch in zwei Saisonrassen aufgespalten ist. Da diese drei Formen z. T. verschiedene Verbreitungsgebiete besitzen und demgemäß an dem einen Ort diese, an einem anderen Platz jene Form überwiegt, mußten notwendig die Angaben der einzelnen Beobachter voneinander abweichen. Ich werde auf sie noch zu sprechen kommen.

Demgegenüber stimmen die Beobachtungen an *A. lanceolatus* in der Mehrzahl darin überein, daß seine Laichzeit in die Sommermonate fällt. Es sei hier auf die Zusammenstellung der Literaturangaben in der Arbeit von G. GOTTBERG (1910) verwiesen. Aus ihr geht jedoch hervor, daß auch diese Art offenbar gelegentlich mit den beiden anderen Arten verwechselt worden ist, obwohl sie doch an gewissen Körpermerkmalen leicht kenntlich ist; anders sind Angaben, daß diese Art bereits im April (Südküste Schwedens) oder gar in den Herbst- und Wintermonaten laiche, nicht zu verstehen. Nach GOTTBERGS eigenen Untersuchungen und denen anderer Forscher, von denen K. MÖBIUS und FR. HEINCKE (1883) sowie MCINTOSH und MASTERMAN (1897) genannt seien, ist die Laichzeit von *A. lanceolatus* ziemlich ausgedehnt und erstreckt sich von Ende Mai bis in den August. Geringe Verschiedenheiten mögen örtlich durch die klimatischen Verhältnisse bedingt sein, die auch von Jahr zu Jahr bis zu einem gewissen Grade schwanken können.

Wenn das eigene Beobachtungsmaterial auch nicht sehr zahlreich und systematisch gesammelt, sondern mehr nebenbei gewonnen worden ist, da keine Unklarheiten hinsichtlich der Lage der Laichzeit bestehen, so ist es doch im Hinblick auf die Befunde an den beiden anderen Arten zweckmäßig, auch eine Übersicht über die Reifebestimmungen an dieser Art zu geben (Tabelle 1).

Wie an Hand dieser Fangproben schon in der eingangs erwähnten kurzen Mitteilung (1937) dargelegt worden ist, wurden in Übereinstimmung mit früheren Beobachtern die Monate Juni und Juli als Hauptlaichzeit festgestellt. Allerdings ist die Zahl der Tiere, deren Gonaden in völlig reifem Zustand (Stad. VI) gefunden wurde, recht gering. Es sind dies meist Zufallsfänge, da die Fische an Plätzen gefangen worden sind — meist in Strandnähe —, die als Laichplätze kaum in Frage kommen, wenn über deren Lage auch

Tabelle 1.
Reifebestimmungen an *Ammodytes lanceolatus*.

| Fangort | Datum | Gerät | Länge cm | Anzahl | Reifestadien | | | | | | | | | | | |
|-------------|------------------|-------|-------------|--------|--------------|----|-----|----|----|---|---|---|----|----|-----|---|
| | | | | | II | | III | | IV | | V | | VI | | VII | |
| | | | | | ♂ + ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | |
| Nordsee: | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Cuxhaven | Ende IV. 1936 | KK | 15—22 | 50 | 17 | 17 | 16 | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Cuxhaven | Ende V. 1936 | KK | 14—21 | 8 | 3 | 2 | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Helgoland | Mitte VI. 1936 | W | 17—19 | 3 | — | — | — | — | — | — | 2 | — | 1 | — | — | — |
| Cuxhaven | Anfg. VIII. 1936 | KK | 17—26 | 18 | 3 | — | — | — | — | — | 1 | — | — | 6 | 7 | — |
| Loreleybank | 8. VIII. 1936 | GK | 17—24 | 5 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | 2 | — |
| Doggerbank | Ende IX. 1936 | HT | 23—30 | 22 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 13 | 9 | — |
| Helgoland | 21. XII. 1935 | GK | | 12 | 12 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Ostsee: | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Kolberg | 15. V. 1936 | W | 13—23 | 72 | — | 5 | 25 | 26 | 16 | — | — | — | — | — | — | — |
| Travemünde | 2. VI. 1936 | W | 11—18 | 150 | 65 | 24 | 21 | 24 | 16 | — | — | — | — | — | — | — |
| Kolberg | 10. VI. 1936 | W | 14—22 | 45 | 4 | 1 | 10 | 9 | 9 | 3 | 2 | 1 | 1 | 4 | 1 | — |
| Loppönnen | 30. VI. 1936 | W | 15—16 | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 |
| Oderbank | 28. VI. 1939 | GK | 14—23 | 27 | 10 | — | 3 | — | 4 | — | — | 3 | 3 | 3 | 1 | — |
| Saßnitz | 2. VII. 1936 | W | 11—16 | 272 | 240 | 1 | 6 | 3 | 5 | 9 | 5 | — | 3 | — | — | — |
| Kolberg | 9. VII. 1936 | GK | 14—21 | 7 | — | — | — | — | 1 | — | — | — | 1 | 2 | 3 | — |
| Kolberg | 17. VIII. 1936 | W | 15—20 | 4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | 2 | — |
| Kolberg | 15. IX. 1936 | GK | | 63 | 63 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Schleimünde | 20. IX. 1936 | W | 16—23 | 9 | 8 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 |
| Travemünde | 22. IX. 1936 | W | 14—23 | 184 | 182 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 |
| Neukuhren | 10. X. 1936 | SZ | 13—26 | 37 | 37 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Fehmarnbelt | 7. XI. 1937 | SZ | 17—20 | 5 | 5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

Anmerkung. Fanggeräte: W = Strandwade, KK = Krabbenkurre,
GK = Garnelenkurre, HT = Heringstrawl,
SZ = Sprottzeese. TZ = Tobiaszeese.

noch keine genaueren Angaben gemacht werden können. Auf diese Frage wird später noch ausführlich eingegangen werden.

Abgelaichte Tiere wurden ab Mitte Juni erhalten, und in den entleerten Ovarien waren noch im September Überreste degenerierter großer Eier erkennbar. Später im Jahre waren die Gonaden bereits weitgehend regeneriert und blieben den Winter über im Ruhezustand (Stad. II). Mit Beginn des Frühjahrs — die ersten Beobachtungen hierüber liegen von Anfang April vor — setzt die Reifung der Gonaden ein, die rasch fortschreitet, so daß bereits nach zwei Monaten vollentwickelte Geschlechtsdrüsen vorhanden sind.

Für die neu entdeckte Art *A. marinus* gibt D. S. RAITT das zeitige Frühjahr als Laichzeit an und führt weiter aus, daß die im März in der nordwestlichen Nordsee in zahlloser Menge auftretenden Larven dieser Art zugehören; nähere Einzelheiten über darauf bezügliche Untersuchungen teilt er nicht mit.

Bei dieser Art konnte das Heranreifen der Gonaden besonders gut an den Proben aus der Ostsee verfolgt werden. Noch im Mai und Juni befanden sie sich im Ruhestadium (Stad. II). Die ersten Anzeichen beginnender Reifung wurden im Juli festgestellt. Mitte

Tabelle 2.
Reifebestimmungen an *Ammodytes marinus*.

| Fangort | Datum | Gerät | Länge cm | Anzahl | Reifestadien | | | | | | | | | | | |
|---------------|------------------|---------------|-------------|--------|--------------|----|-----|---|-----|-----|----|---|----|---|-----|--|
| | | | | | II | | III | | IV | | V | | VI | | VII | |
| | | | | | ♂ + ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | |
| Nordsee: | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Loreleybank | 27. IV. 1937 | GK | 14—18 | 3 | 3 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Helgoland | 13. VI. 1936 | W | 14—18 | 9 | 9 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Helgoland | 17. VI. 1937 | W | 15—20 | 17 | 17 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Loreleybank | 8. VIII. 1936 | GK | 16—19 | 32 | 32 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Helgoland | 5. XII. 1935 | D | 18 | 3 | — | — | — | — | — | — | — | 3 | — | — | | |
| Ostsee: | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Kolberg | 15. V. 1936 | W | 11—16 | 5 | 5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Neukuhren | 28. V. 1936 | W | 10—13 | 11 | 11 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Kolberg | 10. VI. 1936 | W | 16—17 | 4 | 4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Loppöhlen | 22./30. VI. 1936 | W | 12—16 | 41 | 41 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Oderbank | Anfg. VII. 1936 | GK | 13—18 | 18 | 18 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Kolberg | 9. VII. 1936 | GK | 10—17 | 31 | 24 | 3 | 4 | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Loppöhlen | 20. VII. 1936 | W | 13—14 | 5 | 5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Kolberg | 17. VIII. 1936 | TZ | 11—18 | 91 | 16 | 21 | 46 | 8 | — | — | — | — | — | — | | |
| Kolberg | 17. VIII. 1936 | W | 11 | 1 | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | | |
| Neukuhren | 8./10. X. 1936 | ¹⁾ | 11—15 | 16 | — | 3 | 5 | 4 | 4 | — | — | — | — | — | | |
| Kolberg | 8. X. 1936 | GK | 12—17 | 14 | — | — | — | 2 | 6 | 6 | — | — | — | — | | |
| Kolberg | 20. X. 1936 | TZ | 10—16 | 330 | — | — | — | — | 229 | 101 | — | — | — | — | | |
| O. v. Saßnitz | 2. XI. 1936 | GK | 13—16 | 18 | — | — | — | — | — | 7 | 11 | — | — | — | | |

¹⁾ Aus Dorschmägen.

Anmerkung. Bezeichnung der Geräte siehe Tab. 1, S. 54.

August waren bei der Mehrzahl der größeren Exemplare die Gonaden schon beträchtlich vergrößert (Stad. III), und gegen Ende Oktober waren sie voll entwickelt (Stad. IV und V). Hier sei besonders auf die umfangreiche Probe aus dem „Kessel“ bei Kolberg verwiesen, einem Fangplatz der Fischer etwa 7 Seemeilen von Land entfernt mit 14—16 m Wassertiefe. Zwei Wochen später, Anfang November, wurde östlich von Sassnitz eine Anzahl *A. marinus* gefangen, die mit Sperma bzw. mit großen, klaren Eiern prall gefüllte Gonaden hatten und offenbar kurz vor der Laichablage standen. Danach dürfte das Laichen hier bereits im November beginnen. Leider konnten bislang noch keine größeren Fänge aus den Monaten Dezember bis März erhalten werden, die Aufschluß über die Dauer und den Höhepunkt der Laichzeit geben könnten. In Dredgeproben vom *Amphioxus*-Grund bei Helgoland fanden sich am 5. Dezember 1935 drei Tiere mit prallen Ovarien. Sie gelangten zwar erst in konserviertem Zustande zur Untersuchung, aber das Aussehen der großen, glasklaren Eier ließ keinen Zweifel, daß die Fische kurz vor dem Ablaihen standen. In den zu gleicher Zeit erhaltenen Sandproben fanden sich nach Mitteilung von Oberpräparator HINRICHS-Helgoland *Ammodytes*-Eier, die fraglos der Art *A. marinus* zuzuschreiben waren. Die Zahl der aus der Deutschen Bucht auf Reife untersuchten Exemplare ist leider gering (64 Exemplare); von April bis Anfang August wurden nur unreife Tiere (Stad. II) beobachtet.

Für das Gebiet der südlichen Nordsee und der Ostsee dürfte es nicht zutreffen, daß die Laichzeit von *A. marinus* in das zeitige Frühjahr fällt. Nach den vorliegenden, allerdings nicht erschöpfenden Beobachtungen liegt sie wesentlich früher, wahrscheinlich im Dezember, also mitten im Winter, und beginnt schon im November. Damit stimmen auch die Beobachtungen über das erste Auftreten der Larven überein, worauf später noch näher eingegangen wird (vgl. S. 68).

Tabelle 3.
Reifebestimmungen an *Ammodytes tobianus*.

| Fangort | Datum | Gerät | Länge cm | Anzahl | Reifestadien | | | | | | | | | | | |
|-----------------|------------------|-------|-------------|--------|--------------|-----|-----|----|----|----|----|---|----|----|-----|----|
| | | | | | II | | III | | IV | | V | | VI | | VII | |
| | | | | | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| Nordsee: | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Cuxhaven | Anfg. IV. 1936 | KK | 13—17 | 33 | — | — | — | — | — | — | — | 3 | 9 | 1 | 8 | 12 |
| „ | Ende IV. 1936 | KK | 13—18 | 104 | 22 | — | — | — | — | — | — | — | 6 | — | 39 | 37 |
| „ | Anfg. V. 1935 | KK | 13—17 | 26 | — | — | — | — | — | 3 | 3 | 3 | 4 | 4 | 9 | — |
| „ | Ende V. 1936 | KK | 13—19 | 185 | 85 | 9 | — | — | — | — | — | — | 2 | — | 16 | 73 |
| „ | Anfg. VI. 1935 | KK | 13—19 | 132 | 128 | — | — | — | — | — | — | — | 2 | 1 | — | 1 |
| „ | Anfg. VII. 1938 | KK | 12—19 | 54 | 22 | 31 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 |
| „ | Anfg. VIII. 1936 | KK | 12—18 | 109 | 58 | 50 | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| „ | Anfg. XI. 1936 | KK | 13—18 | 98 | — | — | 6 | 44 | 48 | — | — | — | — | — | — | — |
| Loreleybank | 27. VI. 1937 | GK | 13—18 | 239 | 116 | 115 | — | — | — | — | — | — | 1 | — | 5 | 2 |
| Helgoland | 13. VI. 1936 | W | 11—17 | 119 | 10 | 9 | 45 | 52 | — | — | — | — | — | — | 2 | 1 |
| Helgoland | 17. VI. 1937 | W | 14—20 | 193 | 33 | 28 | 57 | 72 | — | — | — | — | — | — | 1 | 2 |
| Loreleybank | 8. VIII. 1936 | GK | 15—19 | 173 | — | — | 5 | 29 | 40 | 42 | 53 | — | 1 | — | 2 | 1 |
| Loreleybank | 25. IX. 1936 | GK | 12—18 | 107 | 1 | — | — | — | 1 | — | — | — | 6 | — | 35 | 64 |
| Ostsee: | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Oderbank | 26. III. 1935 | GK | 16—18 | 3 | — | — | — | — | — | — | 2 | 1 | — | — | — | — |
| Kolberg | 15. V. 1936 | W | 10—18 | 34 | 7 | 14 | — | — | — | — | — | — | 2 | — | — | 11 |
| Neukuhren | 28. V. 1936 | W | 8—16 | 468 | 202 | 188 | 1 | 3 | — | — | — | — | 1 | 14 | 9 | 31 |
| Travemünde | 2. VI. 1936 | W | 10—18 | 183 | 82 | 43 | — | — | — | — | — | — | 2 | — | 3 | 53 |
| Oderbank | 2. VI. 1937 | GK | 12—18 | 61 | 27 | 26 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 7 |
| Loppönnen | 30. VI. 1936 | W | 11—17 | 361 | 300 | 20 | 23 | 6 | 1 | — | — | — | — | — | 2 | 9 |
| Saßnitz | 2. VII. 1936 | W | 10—15 | 116 | 56 | 49 | 5 | 4 | 1 | 1 | — | — | — | — | — | — |
| Pomm. Bucht | Anfg. VII. 1936 | GK | 12—18 | 37 | 10 | 10 | 4 | 5 | 1 | 2 | — | — | — | — | — | 5 |
| Loppönnen | 20. VII. 1936 | W | 12—15 | 147 | 99 | 16 | 18 | 5 | 8 | — | 1 | — | — | — | — | — |
| Kolberg | 17. VIII. 1936 | W | 11—15 | 6 | 1 | — | — | — | 1 | 1 | 3 | — | — | — | — | — |
| N. v. Kolberg | 17. VIII. 1936 | TZ | 9—18 | 120 | 10 | 6 | 1 | 1 | 11 | 3 | 31 | 2 | 25 | 12 | — | 18 |
| Schleimünde | 20. IX. 1936 | W | 12—18 | 110 | 12 | 15 | 50 | 30 | — | — | 1 | 1 | 1 | — | — | — |
| Travemünde | 22. IX. 1936 | W | 10—16 | 194 | 76 | 74 | 11 | 27 | — | — | — | — | 4 | 1 | — | 1 |
| Neukuhren | 10. X. 1936 | W | 11—16 | 50 | 14 | 7 | 4 | 6 | 1 | — | — | — | 3 | 2 | — | 13 |
| N. v. Kolberg | 8./20. X. 1936 | TZ | 12—17 | 13 | 3 | — | 2 | 2 | 3 | — | — | — | — | — | 1 | 2 |

Über das Ende der Laichzeit können keine Angaben gemacht werden, abgelaichte Tiere wurden bisher noch nicht erhalten.

Bei *A. tobianus* muß auf die Ergebnisse der Reifebestimmungen ausführlicher eingegangen werden, da sie an den einzelnen Untersuchungsplätzen zur selben Jahreszeit zuweilen recht unterschiedlich sind. Solche einander scheinbar widersprechende Beob-

achtungen sind auch aus dem Schrifttum reichlich bekannt (vgl. die Zusammenstellungen bei G. GOTTBERG 1910 und KL. BAHR 1935). In den meisten Fällen ist ein Zweifel an der Zuverlässigkeit der mitgeteilten Befunde nicht berechtigt, die Unstimmigkeiten sind einfach dadurch zu erklären, daß jeweils Angehörige verschiedener Fortpflanzungsgemeinschaften vorlagen.

Im Mündungsgebiet der Elbe, also in unmittelbarer Nähe der Festlandsküste, fanden sich im Frühjahr (April und Mai) viele laichende und soeben abgelaichte Tiere (Stad. VI und VII). Sie gehören offensichtlich einer Gemeinschaft an, die im Frühjahr laicht. Die Hauptlaichzeit dürfte im März und April liegen und sich bis in den Mai hinziehen, da in diesem Monat und sogar noch Anfang Juni reife Exemplare (Stad. V und VI) vorkommen. Die Fische sind zumeist in der Umgebung der Insel Scharhörn vor der Elbmündung in etwa 5 m Wassertiefe als Beifang beim Garnelenfischen erbeutet worden. Die Anzahl der als vollreif (Stad. VI) anzusehenden Weibchen ist meist recht gering, abgelaichte Weibchen sind bei weitem in der Überzahl. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß die Fische nicht auf ihren eigentlichen Laichplätzen gefangen sind. Diese dürften aber nicht weit entfernt von den Fangstellen liegen. Bei den Weibchen war noch Ende Mai die erfolgte Laichablage an einigen großen, in Resorption befindlichen Eiern zu erkennen, obwohl die Regeneration der Ovarien schon weit vorgeschritten war. Da die männlichen Gonaden nicht so lange die stattgefundenen Geschlechtstätigkeit erkennen lassen und ebenfalls bereits regeneriert waren, mußten die Männchen zumeist in die Reifegruppe II eingeordnet werden. Im Juni, Juli und August wurden — von wenigen Ausnahmen abgesehen — nur Tiere mit ruhenden Gonaden (Stad. II) beobachtet. Nur in der Probe von Anfang August wurde ein Weibchen mit heranreifendem Ovarium (Stad. III) gefunden, das jedoch nicht der Fortpflanzungsgemeinschaft der Frühjahrslaicher angehört.

Aus den Monaten September und Oktober fehlen Proben, die nächste stammt erst von Anfang¹ November und zeigt, daß inzwischen die Reifung der Geschlechtsorgane eingesetzt hat. Bei allen Tieren waren sie erheblich vergrößert, die Weibchen waren in die Reifegruppe III, die Männchen vorwiegend in IV einzuordnen. Nach Aussage des Garnelenfischers, der die Fangproben sammelte und einsandte, werden die Sandaale mit dem Einsetzen der kalten Jahreszeit im Küstengewässer selten, deshalb gelang es auch nicht, im Winter auf diese Weise größere Fangproben zu erhalten. Offensichtlich verlassen die Fische mit Beginn des Winters die flachen Küstengebiete und schlagen sich in tieferem Wasser in den Sand ein. Im Frühjahr, etwa im März—April, werden sie wohl ihre Winterquartiere verlassen, um zur Fortpflanzung zu schreiten. Danach suchen sie wieder die flacheren Küstengewässer auf und werden von den Garnelenfischern in zunehmender Menge als Beifang erbeutet.

Die Proben von der offenen Nordsee — Helgoländer Düne und Loreley-Bank, östlich der Insel — wiesen im Frühjahr (Ende April bis Mitte Juni) einen wesentlich anderen Reifezustand auf als die gleichzeitig genommenen Proben im Küstengebiet der Elbmündung. Es fanden sich darin nur einige wenige abgelaichte Exemplare und einmal auch ein reifes Männchen. Der weitaus größte Teil der umfangreichen Probe von Ende April bestand aus Tieren, deren Gonaden sich noch im Ruhezustand befanden. Die beiden Fänge von der Helgoländer Düne Mitte Juni zeigen, daß diese Fische mit Beginn der

warmen Jahreszeit zu reifen begonnen hatten. Es handelt sich bei ihnen offensichtlich nicht um Frühjahrslaicher; zu diesen zählen nur die vereinzelt gefundenen abgelaichten Tiere. Bis zum August war der Reifungsvorgang schon weit vorgeschritten. Jetzt wurde kein Exemplar im Stadium II (Ruhestadium) mehr beobachtet, die Mehrzahl der Weibchen befand sich in den Stadien III und IV, die Männchen in IV und V. Ferner wurden bereits drei abgelaichte Tiere festgestellt, das Ablichten hatte also begonnen, wenn die Mehrzahl auch noch vor der Laichablage stand. Man darf wohl den Monat August und die erste Hälfte des September als die Hauptlaichzeit dieser Fortpflanzungsgemeinschaft ansehen, deren Angehörige demgemäß als Herbstlaicher (exakter als Spätsommerlaicher) bezeichnet werden können. Ende September ist das Fortpflanzungsgeschäft beendet, zu dieser Zeit waren alle Tiere, bis auf einige Männchen mit gefüllten Gonaden, abgelaicht. Sehr wahrscheinlich stellt die bis auf 10 m unter die Wasseroberfläche ansteigende Loreley-Bank einen Laichplatz für diese spätläichenden Sandaale dar. Da aus der 2. Augushälfte, dem mutmaßlichen Höhepunkt der Laichzeit, kein Fang vorliegt, ist dies nicht mit Gewißheit zu entscheiden.

In den Proben aus dem Küstengebiet der Ostsee von Schleswig (Schleimünde) bis Ostpreußen (Neukuhren) treten uns wieder die beiden Fortpflanzungsgemeinschaften der Frühjahrs- und Herbstlaicher entgegen. Zu den ersten gehören die reifen und abgelaichten Tiere in den Fängen vom Mai und Juni, zu den letzteren die Fische dieser Reifestadien in den Proben von August bis Oktober. Da es sich zumeist um Strandaale handelt und die Laichplätze der Fische in einer gewissen Entfernung vom Strande liegen dürften, finden wir die Reifestadien V und VI nicht häufig, sie sind nur in 2 Proben in größerer Zahl vorhanden (Neukuhren, 28. 5. 1936 und Kolberg, 17. 8. 1936). Aber aus dem Auftreten von abgelaichten Tieren können wir schließen, daß das Laichgeschäft im Frühjahr von Anfang Mai bis Ende Juni währt, das im Herbst von August bis in den Oktober. Die Laichzeiten sind also in der Ostsee die gleichen wie in der Nordsee.

Das Heranreifen der Gonaden war bei beiden Rassen gut zu verfolgen. Im Mai und Anfang Juni befinden sich die Geschlechtsorgane der Herbstlaicher bis auf wenige Ausnahmen, die bereits den Beginn der Reifung erkennen lassen, im Ruhestadium. Bis Ende Juni/Anfang Juli ist der Reifungsvorgang schon erheblich vorgeschritten; eine größere Anzahl gehören dem Stadium III an, vereinzelte Exemplare sogar dem Stadium IV. Aber stets verharrt ein bedeutender Teil der Probe auf dem Stadium II. Hierbei handelt es sich z. T. um herbstläichende Tiere, bei denen die Reifung noch nicht sichtbar eingesetzt hat, und z. T. um Frühjahrslaicher, deren Gonaden nach erfolgter Laichabgabe bereits wieder regeneriert sind. Solche Tiere sind oft mager und entbehren des Fettgewebes, das zu dieser Zeit die Leibeshöhle der noch im Beginn der Reifung stehenden Herbstlaicher füllt. Im August wurde kaum noch Reifestadium III beobachtet, die Gonaden waren jetzt voll entwickelt, und die Reifestadien V—VII herrschten vor. Daneben sind, von der Gruppe der geschlechtsreifen Herbstlaicher deutlich geschieden, immer noch eine Anzahl großer Fische im Stadium II vorhanden. Es sind dies Angehörige der im Frühjahr laichenden Rasse. Ihre Gonaden beginnen im September zu reifen, wie die Proben vom 20. und 22. 9. 1936 ausweisen. Die Entwicklung der Gonaden war bis Ende Oktober vereinzelt bis zum Stadium IV vorgeschritten. Da sich die Fische im Herbst

von der Küste in tieferes Wasser zurückziehen, sind größere Fänge aus den letzten Monaten des Jahres schwer zu beschaffen. Dieser Umstand wurde bereits bei der Besprechung der Fangproben aus dem Küstengebiet der Nordsee erwähnt, hier wurde die letzte größere Fangprobe Anfang November erhalten, die die Weibchen auf Stad. III, die Männchen zumeist auf Stad. IV zeigte. Während der Wintermonate erfolgt dann langsam das Ausreifen der Geschlechtsprodukte bis zur Laichablage im Frühjahr.

Es ist nunmehr nicht schwer, an Hand der Angaben über die Fortpflanzungszeit im Schrifttum festzustellen, welche Form dem Beobachter jeweils vorgelegen hat. Schon vor 100 Jahren machte S. NILSSON (1832, zit. n. G. GOTTEBERG 1910) den August als Laichmonat namhaft. Andere, wie KRÖYER (1853) und DAY (1884), stimmten ihm hierin später bei. Diese Angaben deuten auf Herbstlaicher von *A. tobianus* hin. Andererseits erhielten MCINTOSH und MASTERMAN (1897) einmal im Mai—Juni, dann wieder im Winter im Dezember und Januar laichreife Sandaale. Daraus schlossen sie mit Recht auf zwei Laichzeiten im Jahre, eine im Frühsommer und eine im Winter, meinten jedoch, daß der kleine Sandaal zweimal im Jahre laiche, im Mai—Juni im flachen Wasser nahe der Küste, im Dezember und Januar weiter seewärts in tieferem Wasser. Beide Forscher hatten offensichtlich Exemplare der Frühjahrslaicher von *A. tobianus* und solche von *A. marinus* vor sich. E. EHRENBAUM (1904) wiederum fand die Behauptung der schottischen Forscher bei seinen Untersuchungen keineswegs bestätigt. Er bemerkte bei Helgoland im Frühjahr nur ganz vereinzelt reife Tiere, größere Mengen fließender Männchen und Weibchen traten hier erst im Herbst (August bis Oktober) auf. Deshalb war er der Ansicht, daß das Laichgeschäft vorwiegend im Herbst ausgeübt wird und die im Frühjahr beobachteten reifen Tiere Ausnahmen und für das Laichen von untergeordneter Bedeutung seien. Nun wußte er aber aus eigenen Fischbrutuntersuchungen und solchen von S. STRODTMANN, daß die Hauptschwärmzeit der *Ammodytes*-Larven in der Nordsee und Ostsee vornehmlich in die Monate Februar und März fällt. Sie sind zu dieser Zeit so häufig und weit verbreitet wie die Larven keiner anderen Fischart, Fangzahlen von mehreren 100 Stück pro m² sind keine Seltenheit. Um beide Feststellungen in Einklang miteinander zu bringen, nahm EHRENBAUM eine lange Inkubationszeit der im Herbst abgelegten Eier an. Zwischen den im August bis Oktober an der Düne gefangenen laichreifen Fischen und den im zeitigen Frühjahr auftretenden Larvenschwärmen besteht jedoch gar kein Zusammenhang: diese gehören der Art *A. marinus* an, die erst im November bis Januar laicht, jene sind Herbstlaicher von *A. tobianus*. Auch in meinen Fängen von der Düne stellte diese spätlachende Rasse die Hauptmenge, und von den Frühlaichern wurden in den Frühjahrsmonaten nur wenige reife und abgelaichte Tiere gefunden. Auch die 1935 erschienene Arbeit von KL. BAHR vermochte unsere Kenntnis von der Laichzeit des kleinen Sandaals nicht wesentlich zu fördern. Auf Grund von Reifeuntersuchungen gelangte er zu der Ansicht, daß „vor der ostpreußischen Küste sowohl eine Sommerlaichzeit als auch eine Herbst- und Winterlaichzeit des kleinen Sandaals zu unterscheiden ist, die jedoch vielleicht nicht scharf voneinander getrennt sind, sondern ineinander übergehen“ (S. 150). Er hält es für wahrscheinlich, daß das Laichgeschäft in keinem Monat ganz zum Stillstand kommt, sondern sich über das ganze Jahr erstreckt. Aus seinen Fangprotokollen und Reifeanalysen ist zu entnehmen, daß er alle drei Formen in der Hand hatte: Im Mai und Anfang Juli geschlechtsreife Exemplare der Frühjahrsrasse von *A. tobianus*,

im August solche der im Spätsommer laichenden Form und im November, Dezember und wohl auch im Februar reife Tiere von *A. marinus*.

Ich habe versucht, in dem nebenstehenden Diagramm (Abb. 1) die Ergebnisse der Reifeuntersuchungen an den Weibchen des Formenkreises *A. tobianus* — *marinus* in an-

anschaulicher Weise zur Darstellung zu bringen. Für jeden Monat sind die Prozentsätze der Reifegrade II—VII berechnet worden. Dabei wurde das gesamte Material aus Nord- und Ostsee zusammengefaßt unter Ausschluß der jugendlichen Tiere, die in dem Beobachtungsjahr nicht zur Fortpflanzung und auch nicht zur Reife gelangt waren. Aus einzelnen Monaten liegen allerdings nur wenige Tiere vor, und von einigen (besonders Januar und Februar) fehlen Reifeanalysen gänzlich. Ferner muß beachtet werden, daß von den eigentlichen Laichplätzen kein Material vorliegt. Wir müssen diese in mehr oder minder großer Entfernung von der Küste suchen, aus deren Nähe die meisten Fänge stammen. Daher ist auch zur Laichzeit in den Proben das Reifestadium VI schwach vertreten. Um so häufiger sind die bereits zur Küste zurückgewanderten abgelaichten Weibchen vorhanden. Deshalb gibt die bildliche Darstellung über den Höhepunkt der Laichzeit jeder Form keine zuverlässige Auskunft. Aber sie kennzeichnet doch hinreichend den Verlauf der Eireifung und die Lage der Laichzeit und zeigt sinnfälliger, daß in jedem Monat fast alle

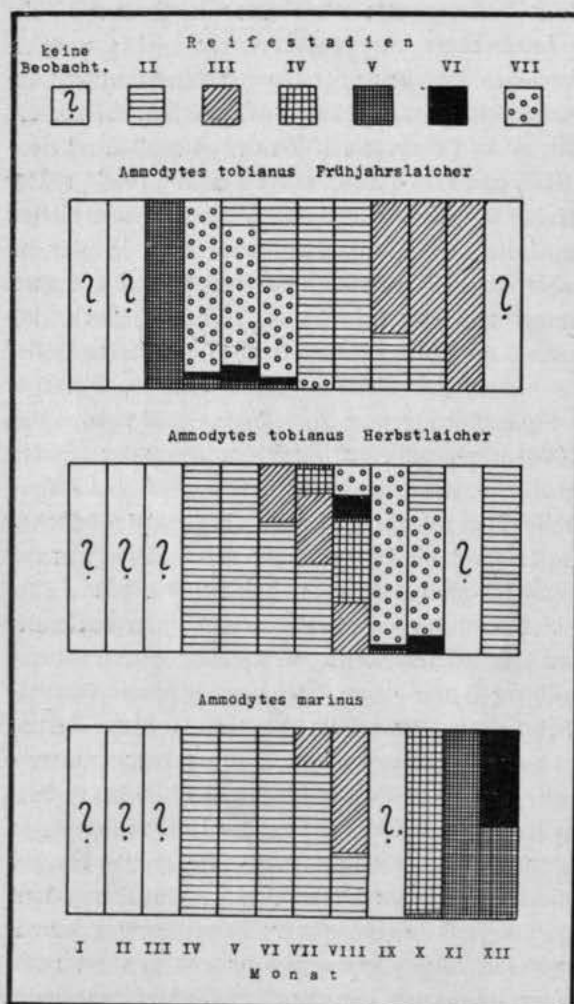


Abb. 1. Anteile der Reifestadien II—VII der Weibchen in der Gruppe *Ammodytes tobianus-marinus*. (Anzahl der in jedem Monat gefundenen Individuen = 100.)

Reifestadien vertreten sind. Die Fortpflanzungszeiten der drei Formen schließen mit kurzen Pausen aneinander. Wenn die Frühjahrssasse von *A. tobianus* das Fortpflanzungsgeschäft im Juni beendet hat, beginnt die im Spätsommer und Herbst laichende Rasse zu reifen, und noch bevor diese zum Laichen kommt, setzt bei *A. marinus* der Reifungsvorgang ein, so daß nach dem Abklingen des Laichens der Herbststrasse im Oktober die Eiablage von *A. marinus* wohl schon im November beginnt. Sie hält dann vermutlich über Dezember und Januar bis in den Februar an. Inzwischen hat im Herbst (September)

bei der Frühljahrsrasse von *A. tobianus* erneut die Eireifung eingesetzt und leitet damit einen neuen Reifezyklus ein, der etwa im April wieder zur Eiablage führt.

Das Diagramm ist aber noch in einer anderen Hinsicht sehr aufschlußreich: Wir können aus ihm wenigstens näherungsweise die Dauer der Eireifung, ja in gewisser Weise sogar die Dauer der einzelnen Reifestadien ablesen. Zum mindesten treten in dieser Hinsicht Unterschiede zwischen den drei Formen deutlich hervor. Bei *A. marinus* währt die Entwicklung der Eierstöcke von Juli bis November (5 Monate), beim Frühljahrslaicher von

| | Jan. | Febr. | März | Apr. | Mai | Juni | Juli | Aug. | Sept. | Okt. | Nov. | Dez. |
|--|------|-------|------|------|-----|------|------|------|-------|------|------|------|
| <i>A. tobianus</i> Frühljahrs- laicher | | | ○ | ◐ | ◑ | ◒ | ◒ | ◒ | ◒ | ◒ | ◒ | |
| <i>A. lanceolatus</i> | | | | ◒ | ◑ | ◑ | ◑ | ◒ | ◒ | ◒ | ◒ | ◒ |
| <i>A. tobianus</i> Herbstlaicher | | | | ◒ | ◒ | ◒ | ◑ | ◑ | ◑ | ◒ | ◒ | ◒ |
| <i>A. marinus</i> | | | | ◒ | ◒ | ◒ | ◒ | ◒ | ◒ | ◒ | ◒ | ◑ |

Abb. 2. Eireifung bei der Gattung *Ammodytes*.

A. tobianus von September bis März (7 Monate), beim Herbstlaicher nur von Juni bis August (3 Monate). Das sind sehr auffällige Unterschiede, die nach einer Erklärung verlangen.

Abb. 2 gibt in schematischer Weise die Eireifung bei allen vier Formen wieder, wobei für jeden Monat der durchschnittliche Reifezustand der Ovarien gewählt wurde. Als sein Maß habe ich den mittleren Durchmesser der heranreifenden Eier genommen, um ein möglichst anschauliches Bild zu erhalten. Es stellen dar: kleinste Eier = unentwickelte Eier (mit großem Keimbläschen, ohne Dotter, Ruhestadium); größere Eier = verschiedene Stadien der Eireife; große Eier mit Ölkugel = Stadium der Laichreife. Dieses Stadium ist bei allen Formen mit einer Dauer von zwei Monaten angegeben, womit jedoch keineswegs angedeutet werden soll, daß sich die Laichzeit eines Weibchens über eine so lange Zeit hinzieht. Die Eier werden vielmehr mit großer Wahrscheinlichkeit in kurzer Zeit ausgestoßen.

Für Ruhestadium und Reifezeit verbleiben also insgesamt 10 Monate. Die Anteile, die auf diese beiden wichtigen Abschnitte des Reifezyklus entfallen, sind nun bei den einzelnen Formen recht verschiedenartig. Im allgemeinen ist der Abschnitt, der in die kalte Jahreszeit fällt, länger ausgedehnt. So währt das Regenerations- und Ruhestadium bei *A. lanceolatus* von August bis etwa Februar (7 Monate), bei den spätläichenden *A. tobianus* von Oktober bis Mai (8 Monate). Um so rascher verläuft bei beiden die Eireifung, sie ist in 3–4 Monaten vollendet, während sie bei den beiden anderen Formen sich bis in

den Winter und sogar darüber hinweg erstreckt und 5 bzw. 7 Monate währt. Hier wird mit aller Deutlichkeit ein zweifellos allgemein gültiges Gesetz offenbar: Die Eireifung verläuft um so rascher, je wärmer das Wasser ist, in dem sich die Tiere aufhalten. Diese Feststellung überrascht zwar keineswegs, aber es ist doch bemerkenswert, wie klar sie in dem Reifezyklus der *Ammodytes*-Arten zum Ausdruck kommt. Die Reifung der Eier beruht ja im wesentlichen auf einer Anreicherung von Reservestoffen und ist damit weitgehend von dem gesamten Stoffwechsel des Tieres abhängig, der sich bei niedrigen Wassertemperaturen langsamer vollzieht als bei höheren. Es ist zwar nicht statthaft, aus der Abb. 2 ohne weiteres die Dauer der einzelnen Reifestadien abzulesen, da nicht immer der gleiche Bestand analysiert worden ist. Aber namentlich aus dem Vergleich der beiden *tobianus*-Rassen geht doch einwandfrei hervor, daß beispielsweise die Reifestadien III und IV der in wenigen Sommermonaten reifenden herbstlaichenden Form erheblich kürzer währen als bei den Frühjahrslaichern, deren Eireifung in den Wintermonaten nur langsam voranschreitet. Andererseits regenerieren die Ovarien der Frühjahrslaicher in der warmen Jahreszeit viel rascher als die der Herbst- und Winterlaicher.

IV. Auftreten und Verbreitung der Jugendstadien.

Da fast das ganze Jahr über laichreife Sandaale beobachtet werden, darf man auch damit rechnen, jederzeit deren Jugendstadien vorzufinden. Schon die ersten systematischen Fischbrutuntersuchungen in Nord- und Ostsee zeigten, daß in den Monaten Februar und März ungeheure Mengen von *Ammodytes*-Larven schwärmen. Sie werden an Zahl von keiner anderen Fischart übertroffen und sind zu keiner Jahreszeit so häufig wie in diesen Monaten. Doch auch in den späteren Monaten bis in den Oktober konnte man immer wieder Jugendformen und selbst frisch geschlüpfte Brut feststellen, womit die Ansicht von einer langausgedehnten Laichzeit bestätigt schien. Allerdings waren die Mengen im Sommer und Herbst niemals auch nur annähernd so groß wie im zeitigen Frühjahr.

Nachdem festgestellt worden war, daß zu den verschiedenen Zeiten des Jahres jeweils eine andere der vorhandenen vier Formen zur Fortpflanzung schreitet, mußte versucht werden, auch das Auftreten und Heranwachsen der Brut für jede Art gesondert zu verfolgen. Dabei waren auch Aufschlüsse über die Lage der Laichplätze zu erwarten, über die bisher nur einige wenige, zufällige Beobachtungen in der Literatur vorliegen. Es mußte auch die Frage geprüft werden, ob die Jugendstadien von *A. tobianus* und *A. marinus* durch besondere Merkmale — etwa solche in der Anordnung des Pigments — zu unterscheiden sind. Deshalb wurde bei den Fischbrutuntersuchungen in der Ostsee während der Jahre 1936 bis 1939 auf die Jugendstadien des Sandaals besonders geachtet. Für dieses Gebiet liegt ein recht großes Beobachtungsmaterial vor, das eingehend nach Zahl, Größe und Artzugehörigkeit untersucht wurde. Für die Nordsee verdanke ich Dr. BÜCKMANN Protokollauszüge über die während der Untersuchungsfahrten der Biologischen Anstalt Helgoland gefangene *Ammodytes*-Brut. Da ihr begreiflicherweise bei der Fülle des anfallenden Materials — die Fahrten galten in erster Linie Untersuchungen über die Heringsbrut — nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt werden konnte, reichen die erhaltenen Angaben nicht aus, um ein vollständiges Bild über das jahreszeitliche und

örtliche Auftreten der *Ammodytes*-Larven in der südlichen Nordsee zu geben. Nur aus den Winter- und Frühjahrsmonaten liegt ein sehr umfangreiches Beobachtungsmaterial vor, von dem mir einige Fangproben zu genauerer Bearbeitung zur Verfügung gestellt wurden. Die Untersuchungen in den Sommer- und Herbstmonaten konnten vor allem deshalb für das vorliegende Problem wenig beitragen, da sie vorwiegend das Gebiet der offenen Nordsee betrafen und die Küstengewässer kaum berücksichtigten. Hier sind ergänzende Untersuchungen notwendig.

1. Artunterschiede der Jugendstadien.

Die wesentlichen Merkmale einer *Ammodytes*-Larve wurden zuerst von W. C. McINTOSH beschrieben und abgebildet (McINTOSH 1889, 1890, McINTOSH und E. E. PRINCE 1890). Sie unterscheidet sich von anderen Fischlarven, die gleich ihr einen langgestreckten Körper haben, durch die Lage des Afters, der um ein geringes hinter der Körpermitte liegt, durch die charakteristische Anordnung des Pigments und in frühesten Entwicklungsstadien durch den Besitz einer Ölkugel.

Bei der Bearbeitung der Eier und Larven von Fischen der Deutschen Bucht machte E. EHRENBAUM (1904) eingehende Studien über die Lebensgeschichte der Arten des Sandaals. Dabei gelang ihm mehrmals die künstliche Befruchtung, bei Eiern von *A. lanceolatus* Ende Mai und im Juni, bei solchen von *A. tobianus* im September. Die Zeitangabe beweist, daß er tatsächlich im Herbst die genannte Art vor sich hatte. Die Beobachtungen an den künstlich erbrüteten Larven hat er jedoch mit solchen an im Meer gefischten Exemplaren verknüpft, und diese gehören, soweit sie im zeitigen Frühjahr (März—April) gefangen wurden, der damals noch unbekannten Art *A. marinus* an. Auch in die Reihe der *lanceolatus*-Larven ist versehentlich eine im Juli gefangene Frühjahrslarve von *A. tobianus* geraten. Deshalb konnte EHRENBAUM die Artmerkmale der Jugendformen nicht klar erkennen und beschreiben, und besonders bei der Kennzeichnung der Larven von *A. tobianus* führte die Vermengung der Diagnose von im Herbst und im Frühjahr erhaltenen Exemplaren, die in Wirklichkeit verschiedenen Arten angehören, zu Unklarheiten und Unstimmigkeiten, die es sogar zweifelhaft erscheinen ließen, ob selbst die Jugendformen von *A. lanceolatus* und *A. tobianus* einwandfrei zu unterscheiden seien. Seine Beobachtungen geben jedoch bereits wichtige Hinweise darauf, daß auch die Larven von *A. tobianus* und *A. marinus* tatsächlich Verschiedenheiten aufweisen. Er gibt an, daß die Herbstlarven (= *A. tobianus*) bei einer Länge von nur 3,5—4 mm schlüpfen und neben dem schwarzen Pigment noch gelbes besitzen; die Frühjahrslarven (= *A. marinus*) seien beim Schlüpfen bereits 5—6 mm groß und entbehrten des gelben Pigmentes. Als besonderes Merkmal der kleinen *lanceolatus*-Larven erkannte er zwei schwarze Pigmentsterne dorsal vor der Schwanzwurzel, an deren Stelle die *tobianus*-Larven eine ganze Pigmentreihe tragen. Er wies auch auf die verhältnismäßig längere Schnauze von *A. lanceolatus* hin.

In der Zwischenzeit hat sich nur E. FORD (1920) eingehend mit den bei Plymouth gefangenen Jugendformen von *Ammodytes* beschäftigt. Er fand ein sehr wertvolles diagnostisches Merkmal für *A. lanceolatus*, nämlich kleine dornähnliche Zähnchen am Oberkiefer, die schon bei geringer Größe der Larve (6 mm) vorhanden sind. Den Quotienten $\frac{\text{Länge des Oberkiefers}}{\text{Augendurchmesser}}$ bestimmte er für *A. tobianus* (gefangen im Juni—Juli) zu

1,0—1,2, für *A. lanceolatus* zu ca. 2,0. Er fand die Jugendstadien von *A. tobianus* im allgemeinen stärker pigmentiert. Bei *A. lanceolatus* beschränkt sich das Pigment am Rücken auf die bereits von E. EHRENBAUM erwähnten zwei großen Chromatophoren kurz vor der Schwanzwurzel. Erst bei einer Länge von 20—27 mm Länge entwickelt sich hieraus eine Pigmentreihe längs der Basis der Dorsalflosse von der Schwanzwurzel bis zu Höhe des Afters. Bei der Larve von *A. tobianus* findet sich dagegen frühzeitig schwarzes Pigment längs der Basis des dorsalen Flossensaumes, so bei 9—10 mm schon von der Schwanzwurzel bis zum Nacken (Abb. 3c, d).

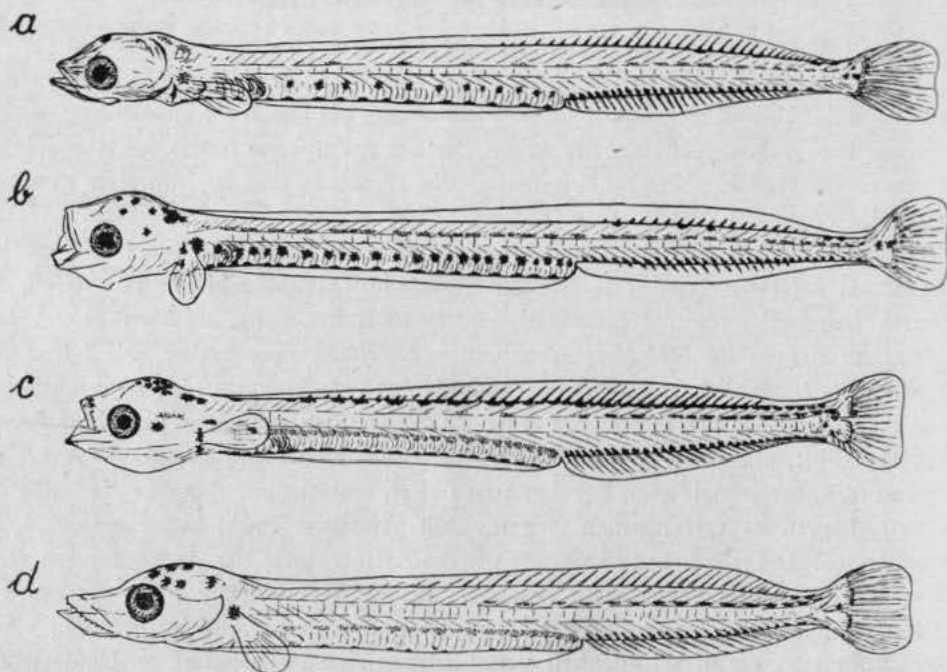


Abb. 3a—d. Larventypen der *Ammodytes*-Arten.

a) *A. marinus* 18 mm. Fläm. Bucht, April 1936. b) *A. marinus* 18 mm. Bornholmbecken, März 1938. c) *A. tobianus* 17 mm. Rügen, Juni 1936. d) *A. lanceolatus* 17,5 mm. Helgoland, Juli 1936.

Anfangs hatte ich wenig Hoffnung, die Jugendstadien von *A. tobianus* und *A. marinus* in konserviertem Zustand unterscheiden zu lernen. Ort und Zeit ihres Vorkommens schienen mir zunächst die besten Hinweise auf die Artzugehörigkeit, und etwa von 20 mm ab vermag die Wirbelzählung nach vorheriger Färbung mit Alizarin sicheren Aufschluß darüber zu geben. Bei näherer Betrachtung fiel mir jedoch auf, daß die *marinus*-Larven aus der Ostsee wesentlich schlanker sind als gleichlange Larven von *tobianus* und diesen in der Entwicklung erheblich nachstehen. Als ich daraufhin verschiedene Größenstadien sorgfältig miteinander verglich, bemerkte ich auch deutliche Unterschiede in der Pigmentierung. Da es sich hierbei durchweg um konserviertes Material handelt, beschränken sich die folgenden Darstellungen nur auf die Anordnung der schwarzen Chromatophoren.

Das schwarze Pigment ist in bestimmten Reihen in der Längsrichtung des Körpers angeordnet, die folgendermaßen benannt und gekennzeichnet werden können (vgl. Abb. 3a bis d, 4, 5):

- (1) Dorsale Pigmentreihe, an der Basis des dorsalen Flossensaumes unter der Epidermis.
- (2) Subdorsale Pigmentreihe, unterhalb der dorsalen Muskulatur, der Wirbelsäule anliegend und beim konservierten Exemplar nur undeutlich sichtbar.
- (3) Peritoneale Pigmentreihe, an der dorsalen Wand der Bauchhöhle über dem Darm, ebenfalls nur undeutlich sichtbar.
- (4) Ventrolaterale Pigmentreihen, zu beiden Seiten des Darmes an der Innenwand der Leibeshöhle.
- (5) Ventrale Pigmentreihe, an der Bauchseite von der Kehle bis zum After reichend, unter der Epidermis.
- (6) Anale Pigmentreihe, vom After bis zur Schwanzwurzel längs der Basis der Analflosse, unter der Epidermis.

Die Pigmentsterne ordnen sich anfangs in einzeliger Reihe, mit zunehmender Größe der Larve vermehren sie sich und bilden bei (1), (3) und (6) eng nebeneinander liegende Doppelreihen. Später strahlt das Pigment auch auf die umliegenden Bezirke aus.

Von besonderer Bedeutung sind die unter (1) bis (4) verzeichneten Pigmentreihen. Sie sind bei den drei Arten wie folgt ausgebildet:

Ammodytes lanceolatus (Abb. 3d, vgl. E. FORD 1920, Fig. 1). Dorsale Pigmentreihe zunächst nur in Form zweier Chromatophoren vor der Schwanzwurzel angelegt, erst bei größerer Länge des Tieres (20—27 mm) zu einer Reihe bis in Afterhöhe ausgebildet. Subdorsale Pigmentreihe früh entwickelt. Peritoneales Pigment über dem Darm vorhanden, die seitlichen Pigmentreihen fehlen.

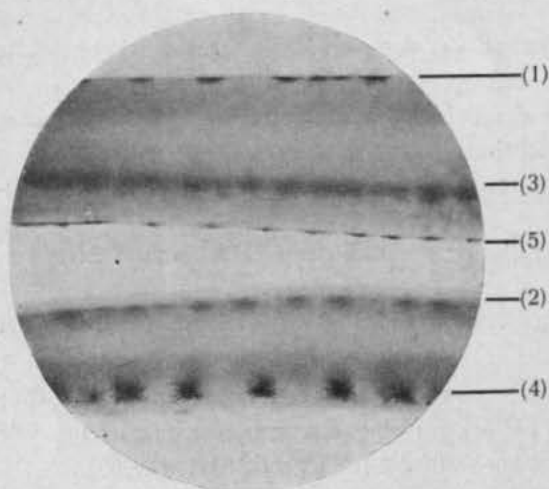
Ammodytes tobianus (Abb. 3c, 4, 5, vgl. E. FORD 1920, Fig. 2). Dorsale Pigmentreihe bei sehr kleinen Individuen in wenigen Chromatophoren entwickelt, greift frühzeitig nach vorn aus und erstreckt sich oft bereits bei 10 mm bis zum Nacken, wenn auch häufig mit größeren Lücken. Subdorsales Pigment tritt zurück. Über dem Darm schimmert durch die Körperwand das peritoneale Pigment am Dach der Bauchhöhle durch; ventrolaterale Pigmentreihen fehlen.

Ammodytes marinus (Abb. 3a, b, 4, 5). Dorsale Pigmentreihe anfangs wenig entwickelt, besteht nur aus einigen Chromatophoren vor der Schwanzwurzel, gewinnt erst von etwa 20 mm Länge ab nach vorn Raum und erreicht bei etwa 23 mm die Höhe des Afters. Subdorsale Pigmentreihe schwach durchscheinend, bereits bei 15 mm bis zum Nacken reichend. Schon bei jüngsten Stadien deutlich beiderseits des Darmes zwei ventrolaterale Reihen großer Pigmentsterne vorhanden. Pigment greift später auch auf das Dach der Leibeshöhle über.

Da die seitlich des Darmes gelegenen Chromatophorenreihen nur der Art *A. marinus* eigentümlich sind, bilden sie ein zuverlässiges und gut kenntliches Erkennungsmerkmal. Daran sind die Jugendstadien leicht von denen von *A. tobianus* zu unterscheiden, bei denen oberhalb des Darmes nur verschwommen das am Dach der Bauchhöhle liegende Pigment durchschimmert. Ein weiterer charakteristischer Unterschied besteht in der Ausbildung

der dorsalen und subdorsalen Pigmentreihen. Bei *A. marinus* ist durch die Rückenmuskulatur etwas unterhalb der Körperkontur undeutlich das subdorsale Pigment sichtbar, bei *A. tobianus* bilden große Chromatophoren an der Basis des dorsalen Flossensaumes eine deutliche Begrenzung der Körperkontur, ähnlich wie dies bei allen drei Arten an der

Basis des analen Flossensaumes der Fall ist.



Die besonderen Merkmale der Pigmentierung von *marinus* sind bereits von E. EHRENBAUM in sehr exakter Weise in Abbildungen zweier Jugendformen von 16,2 mm (Helgoland, 27. 4. 1903, EHRENBAUM 1904, Taf. VII, Fig. 86) und 20,5 mm (Bornholmbecken,

Abb. 4. Teilstücke des Rumpfes der Jugendstadien von *Ammodytes tobianus* (16 mm, oben; Rügen, Juni 1936) und von *A. marinus* (17 mm, unten; Bornholmbecken, März 1938). Vergr. 20fach.

18. 2. 1903, EHRENBAUM und STRODTMANN 1904, Fig. 8, S. 104) wiedergegeben, während eine fälschlich als *lanceolatus* bezeichnete Larve von 12,5 mm (Helgoland, 5. 7. 1898, EHRENBAUM 1904, Taf. VII, Fig. 72) durch die dorsale Pigmentreihe sich klar als *tobianus* zu erkennen gibt, worauf schon E. FORD (1920) hinweist. Bei der Beschreibung der im März und April vor der schottischen Ostküste gefangenen Jugendstadien machen McINTOSH und PRINCE (1890) nachdrücklich auf eine Reihe großer Pigmentflecke an jeder Seite des Darmes aufmerksam.

Die für *A. tobianus* gegebene Diagnose gilt für die Frühjahrsbrut. Die im Herbst und Winter auftretenden Jugendformen unterscheiden sich von

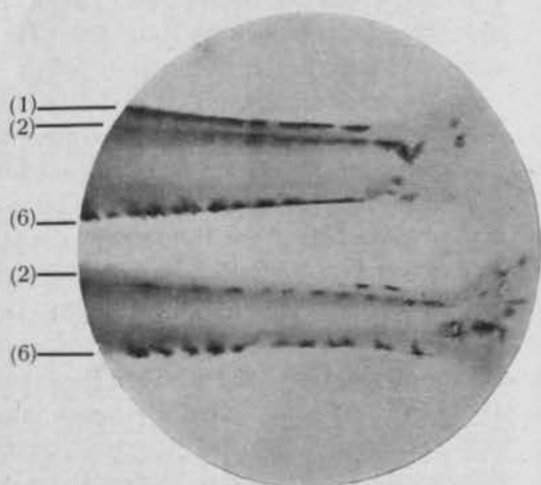


Abb. 5. Schwanzabschnitt der Jugendstadien von *Ammodytes tobianus* und *A. marinus* (vgl. Abb. 4). Vergr. 20fach.

jenen dadurch, daß die dorsale Pigmentreihe selbst bei 27 mm Länge nicht über die Höhe des Afters hinaus nach vorn reicht. Sie sind im allgemeinen schwächer pigmentiert; so besteht die ventrale Pigmentlinie von der Kehle zum After nur aus wenigen kleinen Chromatophoren.

Wie bereits erwähnt wurde, sind Larven von *A. marinus* aus der Ostsee wesentlich schlanker als gleichgroße Exemplare von *A. tobianus* und stehen diesen in der Entwicklung

nach (Abb. 3b, c, 4, 5). So erfolgt die erste Anlage der Flossenstrahlen in der Anal- und Dorsalflosse bei *marinus* bei 17 mm Länge, bei *tobianus* bereits bei 11 mm. Die Ausbildung der Flossenstrahlen in allen paarigen und unpaaren Flossen, mit Ausnahme der Dorsalflosse im Rumpfabschnitt, ist bei Längen von 20 bzw. 13 mm angedeutet.

Als ich jedoch *marinus*-Larven aus der Nordsee zum Vergleich heranzog, zeigte es sich, daß sich diese hinsichtlich des Entwicklungszustandes und der Körperhöhe nicht wesentlich von gleichgroßen Jugendstadien von *A. tobianus* unterscheiden. Während diese Art in Nord- und Ostsee keine nennenswerten Verschiedenheiten aufweist, sind die Ostseelarven von *A. marinus* beträchtlich schlanker und länger als die Nordseelarven (Abb. 3a, b). Um diese Verhältnisse zahlenmäßig festzulegen, habe ich eine größere Anzahl der Jugendstadien aller drei Arten aus beiden Meeren gemessen, und zwar die Länge von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzspitze (auf 0,5 mm abgerundet) und die Körperhöhe dicht hinter dem After, diese mit Hilfe des Mikroskopes und eines Meßokulars. Sie ist leichter zu nehmen als die Körperhöhe vor dem After, da die ventrale Körperkontur oft infolge unregelmäßiger Kontraktion der Darmmuskulatur gewellt ist. Berechnet man danach die Körperhöhe hinter dem After in Prozenten der Körperlänge von 2 zu 2 mm fortschreitend geordnet, so ergeben sich die folgenden Zahlen:

Tabelle 4.
Körperhöhe hinter dem After in Prozenten der Körperlänge.

| Art | Gebiet | Länge in mm | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------|---------|-------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | | 4 | 6 | 8 | 10 | 12 | 14 | 16 | 18 | 20 | 22 | 24 | 26 | 28 | 30 |
| <i>A. lanceolatus</i> | Nordsee | | | | 7,0 | 6,8 | 7,0 | 6,5 | 6,5 | | | | | | |
| <i>A. tobianus</i> | Nordsee | | 4,0 | 4,1 | 4,7 | 5,4 | 6,0 | 6,2 | 6,3 | 6,6 | 6,8 | 6,5 | 7,0 | | |
| | Ostsee | 3,4 | 4,0 | 4,5 | | 5,9 | 6,3 | 6,4 | 6,6 | 6,8 | | | | | |
| <i>A. marinus</i> | Nordsee | | | | | | 6,3 | 6,7 | 6,7 | 6,4 | 6,8 | 6,2 | 6,4 | | 6,8 |
| | Ostsee | | | 3,6 | 3,5 | 3,8 | 4,0 | 4,4 | 4,7 | 5,2 | 5,4 | 5,3 | 5,4 | 5,8 | 6,3 |

Die relative Körperhöhe ist bei den kleinsten Larven am geringsten und nimmt mit wachsender Länge zu. Die für die einzelnen mm-Gruppen erhaltenen Mittelwerte stimmen bei allen drei Arten hinreichend überein, nur *A. marinus* aus der Ostsee macht mit erheblich niedrigeren Werten eine Ausnahme. Als Beispiel seien die Längen von 16 und 18 mm genannt, für die eine relative Körperhöhe von 4,4—4,7% gemessen wurde, während bei allen übrigen Formen 6,2—6,7% gefunden wurde, d. h. fast um die Hälfte größere Werte. Aus der Zusammenstellung geht klar hervor, daß die *marinus*-Larven aus der Nordsee die gleiche Körperhöhe aufweisen wie die *tobianus*-Larven, daß also die schlanke Körperform eine besondere Eigenheit der *marinus*-Larven aus der Ostsee ist. Sie sind an diesem Merkmal leicht von den Jugendstadien der verwandten Arten zu unterscheiden.

Die Eigenart, daß die Jugendstadien aus der Ostsee schlanker sind als die der gleichen Art aus der Nordsee, beobachtet man auch an einigen anderen Fischarten. W. MIELCK (1935) hat darauf aufmerksam gemacht und als Belege dafür einige Abbildungen der Jugendformen von Hering, Scholle, Flunder und *Cottus* aus Nord- und Ostsee gegeben.

2. Jugendstadien von *Ammodytes* in der Ostsee.

Die augenfälligen Unterschiede der Larven von *A. marinus* und *A. tobianus* in der Ostsee schließen eine Verwechslung beider nahezu aus, höchstens bei sehr jugendlichen Stadien kann man zuweilen im Zweifel sein. Dann geben jedoch Ort und Zeit des Fanges nähere Hinweise auf die Artzugehörigkeit. Schon meine ersten Untersuchungen an größeren Jugendstadien, die im März 1935 im Bornholmbecken gefischt worden waren, brachten die Gewißheit, daß in der Ostsee die in den ersten Monaten des Jahres in großer Menge auftretenden Larven der Art *A. marinus* angehören. Diese Feststellung wurde an einem in allen Teilen der westlichen und südlichen Ostsee gesammelten umfangreichen Material bestätigt. Im Verlauf der Fischbrutarbeiten in den Gewässern um Rügen zeigte es sich, daß die Brut von *A. tobianus* zuerst im Mai auftritt. Erst Ende dieses Monats wurde sie in größerer Menge erhalten. In den folgenden Monaten bis November habe ich ständig Jugendstadien dieser Art vorgefunden. Ihre Zahl ist aber in den Herbstmonaten im allgemeinen gering, sie werden selten mit Vertikalzügen erbeutet. Ende des Jahres erscheint dann wieder die junge Brut von *A. marinus*. Regelmäßige Fänge mit dem Eiernetz, die seit Oktober 1934 alle 10 Tage auf Feuerschiff „Fehmarnbelt“ ausgeführt werden, ergaben, daß die jugendlichen Larven dieser Art von Mitte Dezember/Anfang Januar bis etwa Mitte März in größerer Zahl vorhanden sind.

Über die Häufigkeit und Verbreitung der *Ammodytes*-Larven in den ersten Monaten des Jahres besitzen wir aus früheren Jahren ein sehr reiches Beobachtungsmaterial, das bei den Fischbrutuntersuchungen der Biologischen Anstalt Helgoland und der Kieler Kommission in der Ostsee gesammelt worden ist. Gemäß dem Programm der Internationalen Meeresforschung, während der hydrographischen Terminfahrten auch die planktonischen Eier und Larven wichtiger Nutzfische zu studieren, wurden mit dem Jahre 1903 beginnend von S. STRODTMANN an bestimmten Stationen in der Ostsee Vertikal- und Horizontalfänge mit Fischbrutnetzen ausgeführt. Diese Fahrten waren terminmäßig gebunden und fanden bis 1907 ziemlich regelmäßig in den Monaten Februar, Mai und August statt, einmal (1903) auch im November, und führten bis in die östliche Ostsee. Hierzu kommt noch eine Fahrt im März 1906, die vornehmlich biologischen Untersuchungen diente. Das umfangreiche Beobachtungsmaterial ist in Fangtabellen niedergelegt worden (E. EHRENBAUM und S. STRODTMANN 1904, S. STRODTMANN 1906, 1918). Aus sämtlichen Vertikalfängen und fast allen Horizontalfängen wurden auch die *Ammodytes*-Larven ausgezählt. Genaue Messungen sind nicht vorgenommen worden, bei Besprechung der Befunde werden nur allgemein gehaltene Angaben über die Größenverhältnisse gemacht.

Eine Fortsetzung dieser Untersuchungen bilden die Ostseefahrten in den Jahren 1908 bis 1912, denen der Plan zugrunde lag, auf monatlich wiederholten Fahrten an möglichst vielen Stationen die Laichverhältnisse vornehmlich in der westlichen Ostsee zu untersuchen. Gelegentlich wurden die Fahrten bis in die östliche Ostsee ausgedehnt. Über die Ergebnisse in der Zeit vom November 1908 bis August 1909 berichtete C. APSTEIN (1911), über die Fahrten von Dezember 1910 bis Juni 1911 A. HEINEN (1912). Beide gehen auch auf die Häufigkeit der *Ammodytes*-Larven näher ein, C. APSTEIN macht dazu noch Angaben über ihre mittlere Größe und die beobachteten Größengrenzen. Die Fahrten von März bis Oktober 1912 in der Kieler und Mecklenburger Bucht (V. HENSEN 1919) können hier unberücksichtigt bleiben, da die Fänge nur vereinzelte *Ammodytes*-Larven brachten.

Nach der durch den Weltkrieg bedingten längeren Unterbrechung wurden die Fischbrutuntersuchungen in der Ostsee von der Biologischen Anstalt Helgoland wieder aufgenommen. Von mehreren seit 1925 in Zusammenarbeit mit der Deutschen wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung durchgeführten Ostseefahrten liegt leider nur die Fahrt im Mai/Juni 1931 in ausführlicher Bearbeitung vor (W. MIELCK und C. KÜNNE 1935). Von 1935 ab habe ich mich dann selbst dem Studium der Fischbrut gewidmet, über die seitdem ausgeführten Untersuchungsfahrten werden bei der Erörterung ihrer Ergebnisse nähere Mitteilungen gemacht.

Die Artzugehörigkeit der in den Monaten Januar—April gefangenen Larven kann nicht zweifelhaft sein, sie müssen in ihrer Gesamtheit *A. marinus* zugeschrieben werden. Im Mai, namentlich gegen Ende des Monats, ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß Larven von *A. tobianus* auftreten. Mit Sicherheit liegen solche vor, wenn sie soeben erst geschlüpft sind. Fangangaben aus den folgenden Monaten haben ohne genaue Größenangabe wenig Wert, da ein Urteil über die Artzugehörigkeit nicht gefällt werden kann, zumal dann auch noch *A. lanceolatus* in Betracht kommt. Die aus den Sommer- und Herbstmonaten früherer Jahre vorliegenden Fänge sind deshalb mit Vorsicht auszuwerten.

a) *Ammodytes marinus*.

Die quantitativen Vertikalfänge mit dem Eiernetz an den Stationen der Terminfahrten 1903 bis 1907 verteilen sich auf das ausgedehnte Gebiet der westlichen und südlichen Ostsee von Alsen bis Memel und geben eine Vorstellung, in welcher Häufigkeit die Brut von *A. marinus* vorhanden ist. Keine andere Fischart vermag sie hierin auch nur annähernd zu erreichen. In der nachstehenden Tabelle habe ich für die wichtigsten Terminstationen die Anzahl der Larven pro m² zusammengestellt, die während der Fahrten in den Monaten Februar, März und Mai (für letzteren nur die vierjährigen Mittelwerte) erhalten wurden.

Tabelle 5.
Ammodytes marinus, Anzahl Larven pro m².
Ostsee, Februar—Mai 1903/07.

| Termin-Station | Ort | Tiefe m | Februar | | | | | | März | Mai |
|----------------|---------------------------|------------|-----------------|----------------|----------------|---------------|---------------|--------|-----------------|-------------------|
| | | | 1903 16.—19. | 1904 9.—15. | 1905 30.—5. | 1906 2.—7. | 1907 4.—8. | Mittel | 1906 27.—31. | 1903/06 Mittel |
| I | Stoller Grund | 20 | 9 | 5 | 2 | 9 | 5 | 6 | 9 | 0 |
| II | Alsen | 34 | 6 | 5 | 29 | 4 | 11 | 11 | 6 | 3 |
| III | N. v. Fehmarn | 30 | — | 13 | 12 | 3 | 2 | 8 | 18 | 0 |
| IV | Lübecker Bucht | 22 | 1 | 9 | 11 | 10 | 1 | 6 | 3 | 0 |
| V | Kadettrinne | 26 | 8 | 21 | 20 | 65 | 3 | 23 | 2 | 1 |
| VIII | Arkona-Tief | 45 | 33 | 12 | 159 | 1 | 6 | 42 | 8 | 1 |
| IX | N. v. Rügen | 35 | 20 | 3 | 56 | 107 | 14 | 40 | — | 1 |
| X | Südl. Bornholm- Becken | 57 | 48 | 15 | — | 3 | 90 | 39 | — | 5 |
| S 4 | Bornholm-Tief | 96 | — | — | 24 | 79 | 6 | 36 | 6 | 1 |
| XI | Stolper Rinne | 80 | 21 | 108 | 42 | 126 | 85 | 77 | — | 1 |
| XII | Danziger Becken | 107 | — | 6 | 365 | 23 | 53 | 112 | 26 | 2 |
| XIII | Vor Memel | 66 | — | 5 | 93 | — | — | 49 | — | 5 |

Die Zahlen schwanken im Februar, dem Monat ihrer größten Häufigkeit, in erheblichem Maße. Die beobachteten Höchstwerte wie die errechneten Mittelwerte zeigen, daß die Häufigkeit ostwärts zunimmt. Im Arkona- und Bornholmbecken geht die Dichte zuweilen über 100 pro m², und die meisten Larven (365 pro m²) wurden im Danziger Becken festgestellt. Die Terminstationen waren nach hydrographischen Gesichtspunkten ausgewählt worden, sie liegen vorzugsweise zentral in den verschiedenen Teilen der Ostsee inmitten der Tiefenbecken und Stromrinnen. In Anbetracht der Ausdehnung dieser küstenfernen Gebiete kann man aus den Fangzahlen auf riesige Mengen von Jugendstadien schließen.

Über ihre Größe liegen aus jenen Jahren keine ausführlichen Messungen vor. Die Mehrzahl der im Februar gefangenen Larven war recht jung, viele hatten noch Reste des Dottersackes mit dem großen Öltropfen bei sich, ein Beweis, daß sie erst vor kurzem ausgeschlüpft waren. So bestand z. B. die gewaltige Menge bei Stat. XII (Danziger Becken) im Februar 1905 durchweg aus ganz jugendlichen Exemplaren. Doch bereits in ihrer ersten Veröffentlichung weisen EHRENBaum und STRODTMANN (1904) ausdrücklich darauf hin, daß sich in den Fängen vom Februar außer den jugendlichen Stadien auch zahlreiche fortgeschrittenere Entwicklungsformen fanden bis zu Größen, in denen das Larvenstadium im wesentlichen als abgeschlossen angesehen werden kann. Die größten Exemplare waren in den Fängen aus der östlichen Ostsee vertreten. Sie maßen im Arkona-becken bis 19 mm, im Bornholmbecken sogar 28—39 mm. Daraus wurde die Folgerung gezogen, daß das Ausschlüpfen und wohl auch das Laichen in diesem Gebiet früher beginnt als in der westlichen Ostsee. Drei Monate später, Anfang Mai, fanden sich die Larven mit ziemlich den gleichen Größengruppen in den Fängen, die jugendlichen Formen waren jedoch jetzt in der Minderzahl.

Die späteren Untersuchungen in den Jahren 1908—1911 zeigen sehr schön das erste Auftreten der *marinus*-Brut, die Zunahme ihrer Häufigkeit gegen Februar und den darauffolgenden Rückgang. Ich gebe zunächst nach den von C. APSTEIN (1911) veröffentlichten Fangtabellen eine Übersicht über die mittleren Fangzahlen pro m² von November 1908 bis Mai 1909, getrennt für die Kieler und die Mecklenburger Bucht (mit Kadettrinne), nebst Größenangaben aller hier mit Vertikal- und Horizontalnetzen gefangenen Jugendstadien:

Tabelle 6. Anzahl und Größe der *Ammodytes*-Larven in der westlichen Ostsee, November 1908 bis Mai 1909.

| Datum | Kieler Bucht | | | Mecklenburger Bucht | | |
|---------------|---|---|--------|---|---|---------|
| | Anzahl pro m ² (Zahl der Stationen) | Mit allen Geräten Mittl. (Grenzen) Anzahl Länge mm) | | Anzahl pro m ² (Zahl der Stationen) | Mit allen Geräten Mittl. (Grenzen) Anzahl Länge mm) | |
| 20.—26. XI. | 0 (6) | 0 | | 0 (3) | 0 | |
| 11.—21. XII. | 0 (5) | 1 34 | | 4 (4) | 7 7,7 | (7—8) |
| 20.—22. I. | 7 (8) | 21 9,7 | (7—13) | 11 (4) | 19 9,2 | (7—13) |
| 7.—20. II. | 15 (8) | 282 8,7 | (5—18) | 27 (11) | 381 8,7 | (5—17) |
| 20.—29. III. | 10 (11) | 302 8,9 | (6—20) | 18 (13) | 206 9,1 | (7—21) |
| 14.—18. IV. | 6 (8) | 165 10,8 | (6—22) | 8 (10) | 134 8,6 | (6—18) |
| 29. IV.—3. V. | 2 (8) | 97 11,7 | (8—28) | 6 (8) | 63 11,1 | (7—17) |
| 18.—24. V. | 0 (8) | 0 | | 0 (8) | 2 12,0 | (11—13) |

Die Fänge im November waren noch ergebnislos, im Dezember wurden in der Mecklenburger Bucht die ersten jugendlichen Larven gefangen, mit dem Eiernetz jedoch nur in der Kadettrinne (15 pro m²). Das im Dezember in der Kieler Bucht erhaltene 34 mm große Exemplar gehört ohne Frage nicht zu *A. marinus*. Erst ab Januar war die Brut in größerer Zahl quantitativ nachweisbar, im Februar wurden Höchstwerte erhalten (60 pro m² im Kleinen Belt, 84 in der Mecklenburger Bucht querab Buk). Die Jugendstadien waren überall zu finden, besonders zahlreich im Tiefegebiet der Mecklenburger Bucht (über 20 m Wassertiefe). Im März und April ging ihre Zahl wieder zurück, in der 2. Hälfte des Mai fischte man mit dem Eiernetz vergeblich danach. Die Zunahme der mittleren Länge war von Februar bis April nicht erheblich (etwa 3 mm), da ständig frisch geschlüpfte Brut auftrat. Das Wachstum wird vor allem an den erreichten größten Längen deutlich.

Einige Fahrten führten über die Darsser Schwelle ostwärts in die Tiefenbecken der östlichen Ostsee. Dabei zeigte sich, daß der Fang von *Ammodytes*-Larven in der Kadettrinne Mitte Dezember nicht vereinzelt dastand. Im Arkonabecken wurden 57, im Bornholmbecken 12 Larven pro m² gezählt. Das Schlüpfen hatte also in der mittleren Ostsee schon verbreitet begonnen. Die größten Larvenzahlen pro m² erhielt man während der Februarfahrt im Arkonabecken (123) und im Danziger Becken (156).

Die Wiederholung dieser Untersuchungen Dezember 1910 bis Mai 1911 ergab einen ähnlichen Ablauf der Schwärmzeit. Hierbei wird das frühere Erscheinen der Larven in den östlichen Gebieten besonders augenfällig, da sämtliche Fahrten bis zum Bornholmbecken ausgedehnt wurden. Die folgende Übersicht ist nach den von A. HEINEN (1912) bearbeiteten Eiernetzfängen zusammengestellt:

Tabelle 7.
Häufigkeit der *Ammodytes*-Larven in der Ostsee.
Dezember 1910 bis Mai 1911.

| Datum | Mittlere Anzahl pro m ² (Zahl der Stationen) | | | | | | | |
|-----------------|---|-----|---------------------|-----|------------------------------|-----|----------------|-----|
| | Kieler Bucht | | Mecklenburger Bucht | | Kadettrinne und Arkonabecken | | Bornholmbecken | |
| 17.—21. XII. | 0 | (7) | 2 | (3) | 1 | (3) | 9 | (2) |
| 11.—16. I. | 3 | (8) | 24 | (3) | 72 | (3) | 42 | (1) |
| 27. II.—3. III. | 15 | (8) | 21 | (3) | 24 | (2) | 90 | (1) |
| 25.—30. III. | 7 | (8) | 8 | (3) | 25 | (3) | 12 | (2) |
| 19.—25. IV. | + | (8) | 5 | (3) | 1 | (3) | 3 | (2) |
| 16.—25. V. | 0 | (8) | 0 | (3) | 0 | (1) | 2 | (2) |

Schon im Januar war die Brut sehr häufig, im Arkonabecken wurde mit 120 pro m² die größte Dichte festgestellt. Die Schwärmzeit hatte also in jenem Jahr sehr früh begonnen, so daß Januar und Februar als die Monate größter Häufigkeit zu nennen sind. In der Kieler Bucht ging sie frühzeitig zu Ende, bereits Ende April wurde nur noch an einer Station eine Larve im Eiernetz gefunden. Während der Maifahrt fehlten sie überall in den Vertikalfängen, mit Ausnahme des Bornholmbeckens. Auch mit horizontal fischenden Netzen wurden nur vereinzelte Exemplare erbeutet.

Trotz dieser zahlreichen Untersuchungen in früheren Jahren läßt sich das Ende der Schlüpfzeit für die *marinus*-Brut nicht genau angeben, die allgemein gehaltenen Größenangaben genügen hierfür nicht, und es mögen auch gewisse Schwankungen von Jahr zu Jahr auftreten. Auf Grund seiner reichen Erfahrungen stellt W. MIELCK (1935) ausdrücklich fest, daß auch im März noch viele eben ausgeschlüpfte *Ammodytes*-Larven vorhanden sind, daß dagegen im April jüngste Stadien überhaupt nicht mehr angetroffen werden. Ob dies auch für die östlichsten Gebiete gilt, ist allerdings fraglich. Die Fahrt im Mai/Juni 1931 brachte nur eine verhältnismäßig geringe Zahl Jugendstadien, von denen die Mehrzahl, wie W. MIELCK betont, im südlichen Gotlandbecken erhalten wurde. Die Häufigkeit betrug 2—3 pro m², und in Knüppelnetzfangen wurden bei 10 Min. Dauer bis zu 42 Stück gezählt. Ihre Länge betrug 11—40 mm, vereinzelt noch mehr. Die kleinsten dieser am 24.—27. Mai gefangenen Larven dürften wohl vor nicht zu langer Zeit geschlüpft sein. Ich zweifle nicht, daß sie sämtlich der Art *A. marinus* angehören, ebenso wie die größeren Formen, die mit dem Knüppelnetz in geringer Zahl an anderen Stationen in der südlichen Ostsee erhalten wurden. Als Höchstlängen werden für das Gebiet westlich von Bornholm 25 mm, für das Bornholmbecken 34 mm, für das Danziger Becken 31 mm angeführt. Es sind dies gewiß Nachzügler, die Mehrzahl ist zu dieser Zeit größer und entgeht dem langsam fischenden Netz, hält sich wohl auch in höheren Wasserschichten auf. Heringe, die Ende Mai 1931 mit dem Schleppnetz zwischen dem Danziger und Gotlandbecken gefangen wurden, hatten viele ganz junge *Ammodytes* gefressen, die meist 40 bis 45 mm groß waren.

Diese Übersicht über die Ergebnisse früherer Untersuchungen gibt wohl manche Auskunft über das Auftreten und die Häufigkeit der Brut von *A. marinus* an einzelnen ausgewählten Plätzen, die Beobachtungen reichen jedoch nicht aus, um das Verbreitungsgebiet näher zu umgrenzen und daraus auf die Lage der Laichgebiete zu schließen. Nur für den engen Raum der Kieler und Mecklenburger Bucht konnte das Hauptvorkommen der Larven näher umschrieben werden. In den weiten Gebieten der eigentlichen Ostsee mußte man sich jedoch mit wenigen Stationen begnügen. Erst auf den seit 1925 ausgeführten Fahrten widmete man den Tiefenbecken als den Laichplätzen der Nutzfische mehr Zeit. In besonderem Maße waren die hydrographischen Fahrten im Bornholmbecken geeignet, die Verbreitung der Fischbrut systematisch durch Vertikalfänge zu untersuchen, da hierbei das Tiefengebiet in seiner ganzen Ausdehnung mit einem engen Stationsnetz überzogen wurde. Die für die Frühjahrsfahrten in den Jahren 1935 und 1938 gewählte Zeit (März) war allerdings zu spät für die Erfassung der jugendlichen *Ammodytes*-Brut. Immerhin sind auch die damaligen Feststellungen von Interesse, da die vorwiegend im Tiefenwasser stattfindenden langsamen Strömungen wohl keine nennenswerte Verschleppung der Fischbrut bewirken. An die Untersuchung des Bornholmbeckens schloß sich im März 1938 eine Fahrt ins Danziger Becken und in die südliche Gotlandmulde, vorausgegangen war ihr Ende Februar eine eingehende Untersuchung der westlichen Ostsee (Stationskarten bei BR. SCHULZ 1938, R. KÄNDLER und H. WATTENBERG 1939). Die Ergebnisse der zahlreichen Eiernetzfänge sind, für die verschiedenen Gebiete nach Tiefenstufen geordnet, in Tabelle 8 zusammengestellt.

Im Bereich des Bornholmbeckens kann man etwa das von der 50 m-Isobathe umschlossene Areal als das Verbreitungsgebiet der Brut von *A. marinus* ansehen. Westlich

Tabelle 8. Häufigkeit der Larven von *A. marinus* in der Ostsee.
März 1935 und Februar/März 1938.

| Gebiet | Datum | Mittlere Anzahl pro m ² (Zahl der Stationen) Tiefengebiete | | | | |
|---------------------------|-------------------|--|---------|---------|---------|---------|
| | | < 20 m | 20–49 m | 50–74 m | 75–99 m | > 100 m |
| Kieler Bucht | 23.–25. II. 1938 | 1 (9) | 4 (15) | | | |
| Mecklenburger Bucht . . | 26.–28. II. 1938 | 0 (3) | 2 (12) | | | |
| Arkonabecken | 3.–13. III. 1938 | — | 8 (12) | | | |
| Bornholmbecken | 15.–25. III. 1935 | — | 3 (10) | 4 (20) | 4 (15) | 0 (1) |
| Bornholmbecken | 7.–25. III. 1938 | — | 0 (1) | 3 (20) | 10 (24) | 6 (1) |
| Danziger Becken | 21.–23. III. 1938 | — | — | 21 (1) | 6 (5) | 20 (3) |
| Südl. Gotlandmulde . . | 23.–24. III. 1938 | — | 0 (1) | — | 11 (4) | 4 (5) |

davon liegen die Tiefengrenzen höher, etwa bei 20 m, weiter im Osten zuweilen noch tiefer. Das Laichrevier ist also außerordentlich ausgedehnt. Sofern eine größere Anzahl von Fängen aus verschiedenen Tiefen vorliegen, lassen sie auf eine Zunahme der Häufigkeit mit zunehmender Wassertiefe schließen. Bis auf eine Ausnahme (Ostrand des Danziger Beckens) liegen östlich von Bornholm die Fänge mit 8 Larven pro m² und darüber in mehr als 75 m Wassertiefe. Ein ähnliches Ergebnis hatten Stufenfänge im Bornholm-Tief. Oberhalb 50 m wurden mit dem Eiernetz keine Larven erhalten. Sie hielten sich also damals in der schwachsalzigen Deckschicht nicht in größerer Zahl auf, sondern bevorzugten die tieferen Wasserschichten mit einem Salzgehalt von 14–16‰. Die Art ist aber in der Fortpflanzung nicht an einen Salzgehalt von bestimmter Höhe gebunden, sondern hat sich recht extremen Werten angepaßt, wie die weite Verbreitung der Brut in der Ostsee erweist. Die dem Boden anhaftenden Eier sind allerdings bisher noch nicht aufgefunden worden. Für die Laichablage erscheint der meist weiche, schlickige und muddige Untergrund der Tiefenbecken recht ungeeignet. Bislang ist auch noch nicht versucht worden, nach den laichenden Tieren zu fischen.

Das Schlüpfen der Larven hatte in der Brutzeit 1938 wohl zeitig begonnen, denn namentlich in der östlichen Ostsee hatte die Mehrzahl der Jugendstadien im März schon beachtliche Größe erreicht. Sie hielten sich hier vorzugsweise in den bodennahen Wasserschichten auf, aus denen das Knüppelnetz nicht selten Fänge von mehreren Hundert Exemplaren herauf brachte. In welchen Mengen sie sich zu dieser Zeit in den Tiefengebieten der Ostsee aufhielten, geht eindrucksvoll aus der Karte hervor (Abb. 6), in der die Ergebnisse aller Knüppelnetzfüge eingetragen sind.

Um die Größen- und Wachstumsverhältnisse der Brut, die bisher nur ungenügend bekannt waren, eingehend zu untersuchen, sind sämtliche Entwicklungsformen, die mit Eiernetz und Knüppelnetz gefangen wurden, gemessen worden (vgl. Tab. 9). In den westlichen Gebieten einschl. Arkonabecken waren die Larven noch klein, die häufigsten Werte liegen bei der Größengruppe 10–14 mm. Das Knüppelnetz brachte infolge seiner größeren Fangfähigkeit eine Anzahl Jugendstadien über 20 mm, deren größte Länge ostwärts zunimmt (in der westlichen Ostsee 34 mm, im Arkonabecken 44 mm).

In den Tiefenbecken östlich von Bornholm war die Größenzusammensetzung der Fänge eine ganz andere. Hier brachte auch das Eiernetz viele größere Stadien (bis

Tabelle 9
Größe der Jugendstadien
in der
Februar/März

| Gebiet | Datum | Länge | | | |
|----------------------------------|--------------|-------|-------|-------|-------|
| | | 5—9 | 10—14 | 15—19 | 20—24 |
| Fänge mit dem Eiernetz: | | | | | |
| Westliche Ostsee | 23.—28. II. | 10 | 20 | 6 | — |
| Arkonabecken | 3.—12. III. | 23 | 33 | 11 | 1 |
| Bornholmbecken | 7.—29. III. | 19 | 67 | 41 | 46 |
| Danziger und Gotlandbecken . . . | 21.—24. III. | 18 | 33 | 20 | 26 |
| Fänge mit dem Knüppelnetz: | | | | | |
| Westliche Ostsee | 23.—28. II. | 344 | 1012 | 356 | 83 |
| Kadettrinne | 3. III. | 40 | 855 | 385 | 50 |
| Arkonabecken | 3.— 4. III. | 203 | 634 | 393 | 153 |
| Bornholmbecken | 7.— 8. III. | 31 | 154 | 340 | 457 |
| Bornholmbecken | 27.—29. III. | 14 | 291 | 281 | 480 |
| Rügen | 23.—24. IV. | 2 | 10 | 45 | 35 |

44 mm Länge), und die größten Exemplare im Knüppelnetz maßen Anfang März 54 mm. Die Gruppe der kleinsten Larven von 5—9 mm tritt ganz zurück, die häufigsten Längen sind im Eiernetz 10—24 mm, im Knüppelnetz 15—34 mm. Der Anteil der Exemplare über 20 mm Länge ist demgemäß viel größer als in den Gebieten westlich von Bornholm. Diese Größenunterschiede kommen auch in den mittleren Längen zum Ausdruck, sie betragen im Westen 11 bzw. 13 mm, im Osten 18 bzw. 25 mm.

Die Meßreihen der Knüppelnetzefänge aus dem Bornholm-Becken sind durchaus einheitlich, sie haben ein ausgeprägtes Maximum, das am 7./8. III. bei 20—30 mm, am

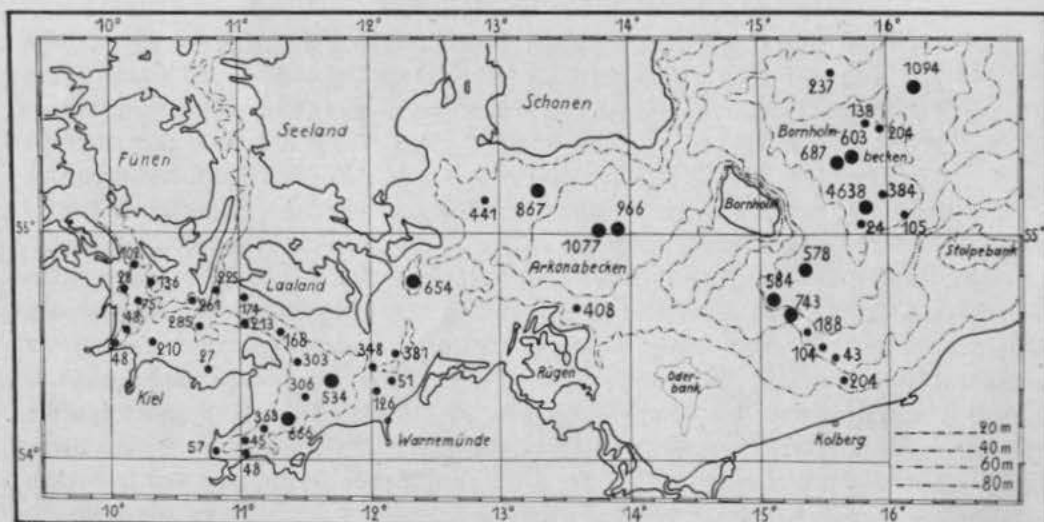


Abb. 6. Verbreitung der Jugendstadien von *Ammodytes marinus* in der Ostsee. Nach Fängen mit dem Knüppelnetz im Februar-März 1938 (Anzahl in 30 Min.).

(Fortsetzung)
 von *Ammodytes marinus*
 Ostsee,
 und April 1938.

| in mm | | | | | | | | Anzahl | Mittlere Länge mm |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|--------|-------------------------|
| 25—29 | 30—34 | 35—39 | 40—44 | 45—49 | 50—54 | 55—59 | > 60 | | |
| — | — | — | — | — | — | — | — | 36 | 11 |
| — | — | — | — | — | — | — | — | 68 | 11 |
| 32 | 26 | 8 | 6 | — | — | — | — | 245 | 18 |
| 22 | 6 | — | 1 | — | — | — | — | 117 | 18 |
| 12 | 3 | — | — | — | — | — | — | 1810 | 13 |
| 9 | 12 | 4 | — | — | — | — | — | 1355 | 13 |
| 61 | 18 | 5 | 4 | — | — | — | — | 1471 | 13 |
| 535 | 311 | 98 | 37 | 10 | 3 | — | — | 1976 | 25 |
| 714 | 691 | 390 | 177 | 96 | 45 | 24 | 9 | 3212 | 28 |
| 71 | 38 | 8 | 1 | — | — | — | — | 210 | 25 |

27./29. III. bei 25—35 mm liegt. Für die Zwischenzeit von drei Wochen ergibt sich daraus ein Längenwachstum von 5 mm. Wenn wir diesen Wert als durchschnittliches Wachstum ansetzen, erhalten wir als Schlupfzeit der Anfang März 25 mm messenden Jugendformen die ersten Dezembertage. Diese Berechnung hat viel Wahrscheinlichkeit für sich, da von C. APSTEIN bereits Mitte Dezember *Ammodytes*-Larven im Bornholmbecken festgestellt worden sind. Auch der Fang einiger Fische mit vollentwickelten Ovarien am Abhang der Oderbank Anfang November 1936 (vgl. S. 55) weist darauf hin, daß die Laichablage schon im Spätherbst beginnt.

Für eine lang ausgedehnte Laichzeit der Art in der östlichen Ostsee spricht die Feststellung, daß Ende März am Südhang des Bornholmbeckens auf etwa 30 m Wassertiefe noch eine größere Anzahl ziemlich kleiner Larven gefangen wurden, deren Messungsreihe eine auffallende Übereinstimmung mit der von Ende Februar aus der westlichen Ostsee zeigt (Abb. 7). Mithin hält das Schlüpfen der Brut in den flacheren Randgebieten länger an als in der Tiefe. Vielleicht zögert die starke Auskühlung der isohalinen Deckschicht im Winter sowohl das Ablachen wie das Schlüpfen hinaus, während die gleichmäßigen Temperaturen in der Tiefe des Bornholmbeckens (etwa 5—7°) beide Vorgänge beschleunigen. Daß bei sehr niedrigen Temperaturen das Wachstum der *Ammodytes*-Larven stark gehemmt ist, zeigte sich in dem kalten Frühjahr 1937 in der Kieler Bucht. Damals war vom März bis Mitte April bei Wassertemperaturen um 0—2° eine ganz geringe Größenzunahme festzustellen. Immerhin ist die verschiedene Größe der Jugendstadien im Gebiet des Bornholmbeckens erstaunlich. Aber sie sind sämtlich Abkömmlinge einer einzigen Brutperiode, daran lassen die Messungsreihen vom März 1938 keinen Zweifel. Sie decken sich durchaus mit früheren Beobachtungen. Auch die nachträgliche Messung zweier Knüppelnetzfüge vom Südrand des Bornholmbeckens (68—73 m, 19. März 1935) ergab eine Messungsreihe von 7—62 mm mit zwei Maxima bei 10—15 und

25–30 mm. Es sind dies die gleichen Häufungswerte, die auch 1938 festgestellt wurden, aber in verschiedenen Wassertiefen.

Unter der heranwachsenden Brut räumen die Fische gewaltig auf, und ihre Menge wird mit fortschreitender Jahreszeit geringer. In Vertikalfängen mit dem Eiernetz erhält man im Mai noch vereinzelte Larven, in den Sommermonaten sind sie im Tiefengebiet der Ostsee meist ohne Erfolg. Wohl gelingt es dann zuweilen, mit dem Knüppelnetz einige *Ammodytes*-Larven zu fangen. So brachten Anfang August 1938 im Bornholmbecken (60–95 m Tiefe) 16 Fänge die geringe Zahl von 19 Stück, sie gehörten jedoch

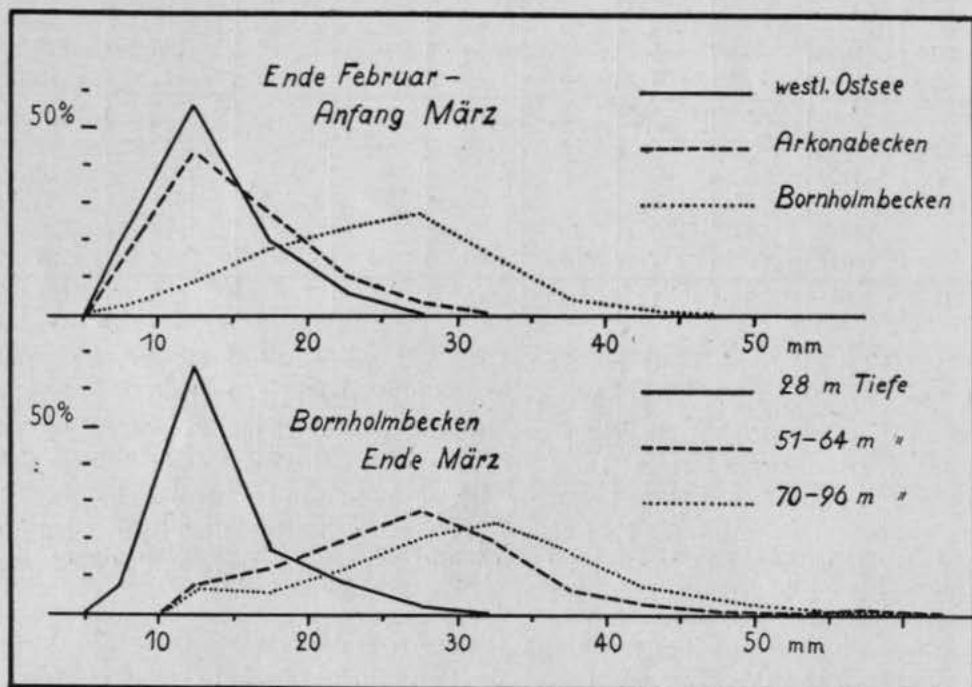


Abb. 7. Größe der Jugendstadien von *Ammodytes marinus* in der Ostsee, März 1938.

nicht *A. marinus*, sondern *A. tobianus* an. Das gleiche gilt von den vier Exemplaren, die hier im September 1937 auf 76 m Wassertiefe gefangen wurden (vgl. S. 82). Auch unter den im Oktober erhaltenen Larven fanden sich keine von *A. marinus*. Es ist bemerkenswert, daß das Knüppelnetz in den Sommermonaten niemals Jungfische heraufbrachte. Gelegentlich fanden sich jedoch solche von 7–9 cm Länge im Eiernetz. Offenbar verlassen sie das Tiefenwasser und halten sich in den höheren Wasserschichten auf, wo sie dem horizontal fischenden Knüppelnetz zu entgehen vermögen, aber nicht dem vertikal fischenden Eiernetz.

Der Fang dieser Jungfische Ende Juli 1938 in den zentralen Teilen der Ostsee (Gotlandmulde und Landorts-Tief) zeigt, daß sich das Verbreitungsgebiet von *A. marinus* bis weit in die nördliche Ostsee erstreckt. Hiermit steht das zahlreiche Vorkommen von Larven in den Wintermonaten im Einklang. So wurden nach G. GOTTBERG (1910) am 2. Dezember 1903 bei Hangö 198 Exemplare von 4,6–7,5 mm Länge ge-

fangen. Er bildet eine im Januar gefischte Larve von 7,5 mm ab, die in Ventralansicht deutlich vom Dottersack bis zum After zwei laterale Pigmentreihen erkennen läßt. Im Februar haben diese Larven eine Länge von 9—15 mm (O. NORDQUIST 1901). Wir haben hier ganz offensichtlich die Brut von *A. marinus* vor uns. Auch die Fänge vom Mai, in denen Längen von 14—21 mm vorherrschen, gehören noch hierzu. Für ihre große Häufigkeit spricht die Zahl von 376 Stück, die Ende Mai 1908 an einer Station am Eingang zum Finnischen Meerbusen erbeutet wurden.

b) *Ammodytes tobianus* Frühljahrslaicher.

Ende Mai, zu einer Zeit, in der die Brut von *A. marinus* in den Tiefebenebereichen bereits zu ansehnlicher Größe herangewachsen ist, treten in den küstennahen Gebieten wieder ganz jugendliche Larven auf, die Abkömmlinge der im Frühjahr laichenden Rasse von *A. tobianus*. Mangels weiträumiger Untersuchungen zu dieser Jahreszeit können wir über ihre Verbreitung nicht ein so vollständiges Bild erhalten wie bei der verwandten Art. Die ganze Anlage der Forschungsfahrten mit dem R. F. D. „Poseidon“ brachte es mit sich, daß den küstennahen Flachwassergebieten wenig Zeit gewidmet wurde. Die große Häufigkeit dieser Frühljahrsbrut wird erst augenfällig, wenn man ein beschränktes Küstengewässer einmal eingehend mit geeigneten Fischbrutnetzen befischt. Als instruktives Beispiel hierfür mögen die Untersuchungen in dem Meeresabschnitt vor der pommerschen Küste dienen, die ich während der Jahre 1936 bis 1939 mit Unterstützung des Forschungsdienstes ausgeführt habe. Sie galten vorwiegend den Nutzfischen, insbesondere dem Rügensch Frühljahrshering, brachten zugleich aber auch ein großes Beobachtungsmaterial über den kleinen Sandaal.

Über die Größenverhältnisse der hier auftretenden Jugendstadien gibt die folgende Zusammenstellung Auskunft. Zur Ergänzung sind ihr noch einige Messungen von der Ostseefahrt des „Poseidon“ im Juli/August 1938 angefügt.

Tabelle 10.
Frühljahrsbrut von *Ammodytes tobianus* in der Ostsee.
Mai bis Anfang August.

| Gebiet | Datum | Länge in mm | | | | | | | Anzahl | Mittl. Länge |
|---------------|----------------------|-------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|--------------|
| | | 5—9 | 10—14 | 15—19 | 20—24 | 25—29 | 30—34 | 35—39 | | |
| Rügen | 24.—30. V. 1938 | 368 | 133 | — | — | — | — | — | 501 | 8,8 mm |
| Rügen | 1.—7. VI. 1937 | 149 | 26 | 11 | — | — | — | — | 176 | 8,9 „ |
| Rügen | 30. VI.—3. VII. 1936 | 98 | 102 | 131 | 45 | 1 | — | — | 377 | 14,9 „ |
| Kolberg | 6.—9. VI. 1936 | 192 | 218 | 44 | 17 | 2 | 2 | — | 475 | 11,5 „ |
| Rügen | 2.—10. VII. 1937 | 308 | 267 | 16 | 10 | 18 | 14 | 2 | 635 | 11,3 „ |
| Rügen | 29. VI. 1939 | 1 | 1 | — | — | 1 | 23 | 6 | 32 | 32,0 „ |
| Westl. Ostsee | 14.—17. VII. 1938 | 20 | 31 | 21 | 8 | 1 | 2 | — | 82 | 13,9 „ |
| Östl. Ostsee | 1.—6. VIII. 1938 | 7 | 18 | 12 | — | — | — | — | 37 | 13,0 „ |

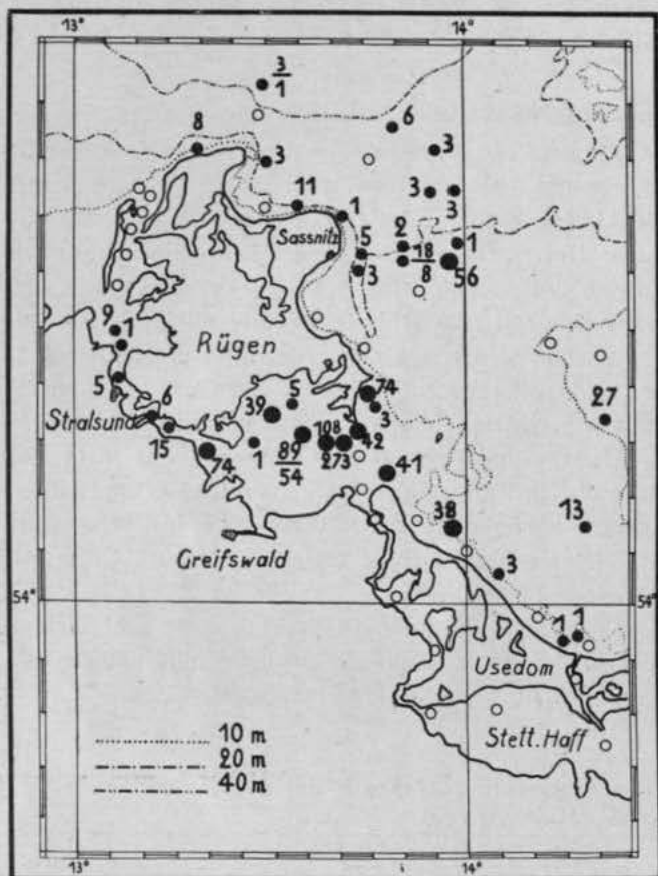
Das Schlüpfen dieser Frühljahrsbrut währt danach etwa von Mitte Mai bis in den Juli. Ende Mai/Anfang Juni ist die Mehrzahl unter 10 mm, und noch Anfang Juli haben viele dieses Maß nicht erreicht. Die mittlere Länge erhöht sich demgemäß während dieser

6 Wochen nur wenig, wenn auch im Juli schon recht große Jugendstadien von 20–35 mm auftreten.

Noch während der Untersuchungsfahrt Ende April 1938 wurden in den Gewässern um Rügen Larven von *A. tobianus* vermißt. Die wenigen in den Bodden gefangenen Jugendstadien von 18–38 mm Länge gehörten der Art *A. marinus* an und waren offenbar mit der Strömung hierher verfrachtet worden.

Ende Mai 1938 fanden sich allenthalben jugendliche Larven von *A. tobianus*, so an der Ostküste von Rügen, in der Swinemünder Bucht an der Küste von Usedom und vor allem im Greifswalder Bodden, wo bis zu 273 Stück in einem Netzzug von 30 Min. Dauer gezählt wurden. Sie waren auch im Strelasund vorhanden, dem schmalen Meeresarm, der die Insel Rügen vom Festland trennt. Bei der Kleinheit der Larven dürfen wir annehmen, daß sie sich noch in der Nähe

Abb. 8. Verbreitung der Frühjahrsbrut von *Ammodytes tobianus* in den Gewässern um Rügen. Nach Fängen mit dem Knüppelnetz Ende Mai 1938 und Anfang Juni 1937 (Anzahl in 30 Min.).



der Laichplätze aufhielten, die wir demnach in den genannten Gewässern zu suchen haben, in unmittelbarer Küstennähe etwa bis zu 15 Seemeilen Abstand.

Eine Untersuchungsfahrt in den ersten Junitagen 1937 ergab wiederum die meisten Larven im Greifswalder Bodden (108 und 74 Stück in 30 Minuten). Auch auf der Oderbank und vor der Ost- und Nordküste von Rügen wurden sie festgestellt (Abb. 8).

Erweist sich somit zu Beginn der Schwärmzeit der Greifswalder Bodden als das wichtigste Verbreitungsgebiet der *tobianus*-Larven, wohl dank der hier-zuerst ansteigenden Wassertemperaturen, so gewinnen einige Wochen später die Gewässer vor der offenen Seeküste größere Bedeutung (Abb. 9). Eine Anzahl von Stationen am Hang zum Arkona-becken nordöstlich von Rügen und im Küstengebiet von Kolberg, die Ende Juni/Anfang Juli 1936 z. T. mit Fängen in verschiedenen Tiefenstufen untersucht wurden, lassen erkennen, daß sich der hauptsächlichste Aufenthaltsort der Frühjahrsbrut nunmehr in einer

gewissen Entfernung von der Küste über 15–30 m Wassertiefe befindet. Die besten Fänge — 285 und 240 Stück — liegen 7–10 Seemeilen von der Küste entfernt. Weiter seewärts mit zunehmender Wassertiefe nimmt die Zahl der Larven wieder ab (vgl. die Fänge bei Kolberg). Bei der Wiederholung der Untersuchungen im Gebiet östlich von

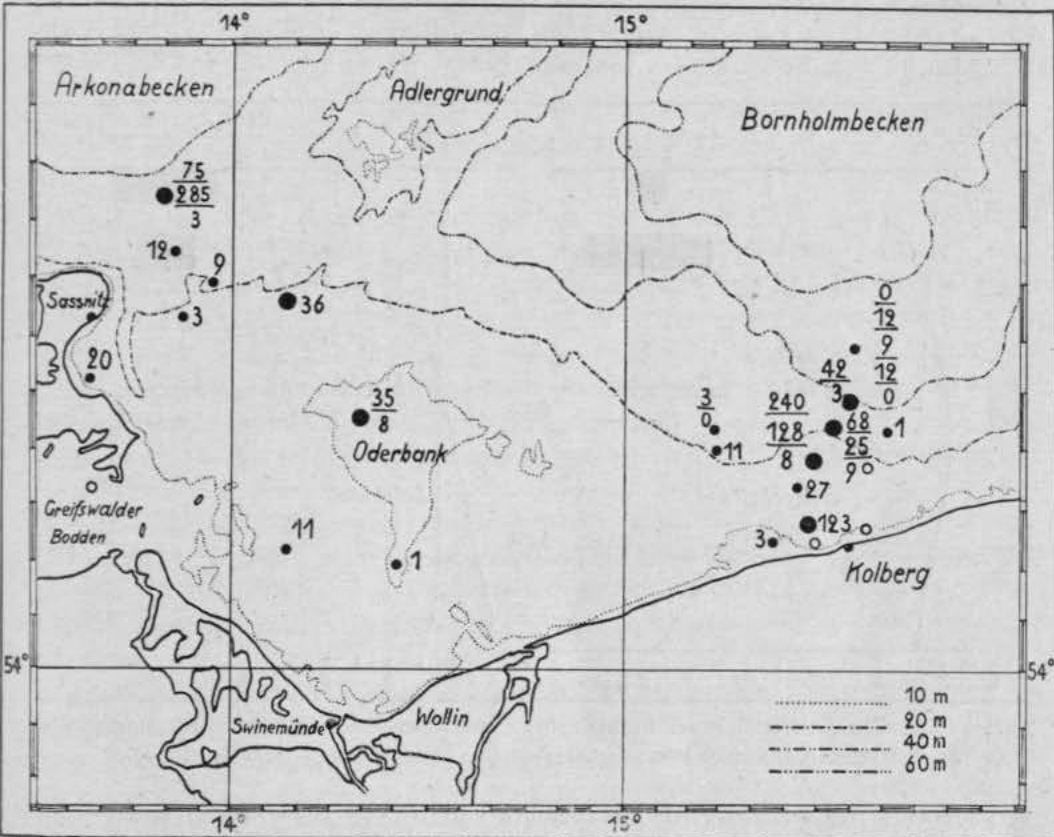


Abb. 9. Verbreitung der Frühjahrsbrut von *Ammodytes tobianus* in den pommerschen Gewässern. Nach Fängen mit dem Knüppelnetz Ende Juni/Anfang Juli 1936. (Anzahl in 30 Min., zuweilen für mehrere Tiefen.)

Rügen Anfang Juli 1937 wurden bis zu 477 Larven in 30 Minuten gefangen, ein Zeichen dafür, daß sich hier regelmäßig aufgesuchte Laichplätze von größerer Ausdehnung befinden.

Durch Fänge mit dem Knüppelnetz in verschiedenen Wassertiefen wurde festgestellt, daß sich die Mehrzahl der Larven in 5–10 m Tiefe unter der Oberfläche aufhielt. Über dem Boden wurden meist nur wenige gefangen, und unmittelbar unter der Oberfläche war die Zahl ebenfalls geringer. Deshalb wurde, sofern an einer Station das Netz nur einmal ausgesetzt wurde, so viel Leine gegeben (25–30 m), daß das Netz in 8–10 m Wassertiefe fischte.

Für diese vertikale Verbreitung der *Ammodytes*-Brut waren offenbar zwei Faktoren in erster Linie bestimmend: Die Wassertemperatur und die Lichtverhältnisse. In diesen

Frühsummermonaten sind zwei hinsichtlich der Temperatur sehr verschiedene Wasserschichten vorhanden, die durch eine Sprungschicht getrennt sind (Abb. 10). Die im Frühjahr 1936 besonders starke Sonneneinstrahlung und sommerliches warmes Wetter hatten die Temperaturen der Oberflächenschicht bereits Ende Juni bis auf 18–19° ansteigen lassen. Diese Erwärmung machte sich z. B. im Bornholmbecken bis etwa 10 m Tiefe geltend. Von da fiel die Temperatur sprunghaft innerhalb von 2–3 m auf 9°, und die tieferen Schichten bis zum Boden wurden von winterkaltem Wasser gebildet. Wie die Fänge in

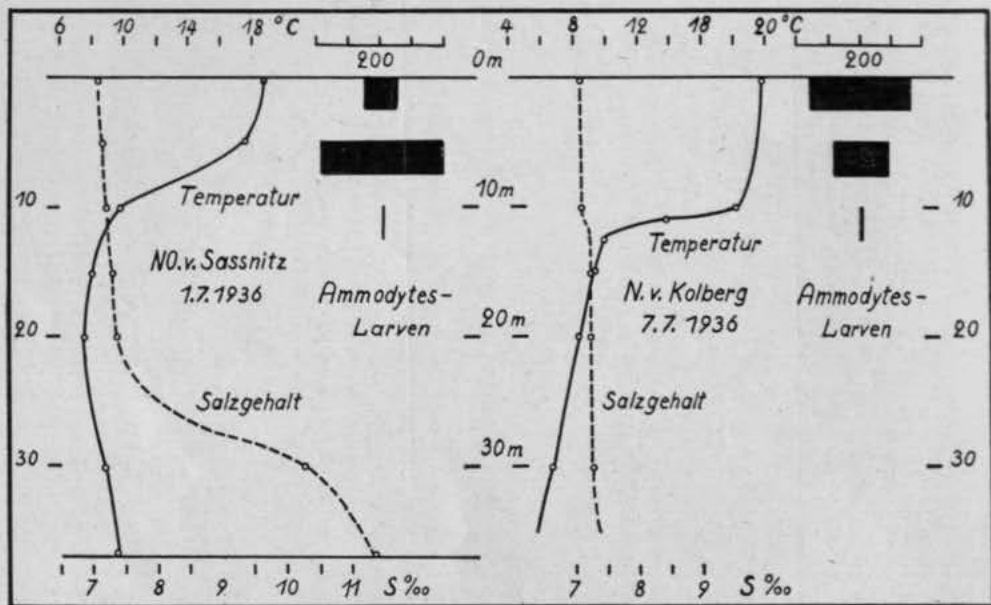


Abb. 10. Vertikale Verteilung der Frühjahrsbrut von *Ammodytes tobianus* in den pommerschen Gewässern. Anzahl in 20 Min., Temperatur und Salzgehalt in verschiedenen Tiefen.

verschiedenen Wassertiefen NO. von Saßnitz und N. von Kolberg sehr schön zeigen, hielt sich die *Ammodytes*-Brut zum größten Teil innerhalb der erwärmten Oberschicht auf. Hierbei mögen auch die Lichtverhältnisse mit maßgebend gewesen sein, wenn auch vielleicht nur indirekt dadurch, daß sie die vertikale Verteilung der als Nahrung dienenden Copepoden bestimmten.

Diese Untersuchungen in den pommerschen Küstengewässern haben mehr als nur lokale Bedeutung. Man darf aus ihnen allgemeine Schlüsse ziehen und folgern, daß die Laichgebiete der im Frühjahr sich fortpflanzenden *A. tobianus* in den Flachwassergebieten längs der Küste liegen, im Gegensatz zu denen von *A. marinus*, die sich in den Tiefenbecken befinden.

Nunmehr vermögen wir auch die Fänge von kleinen *Ammodytes*-Larven und -Eiern, die W. MIELK (1935) während der „Poseidon“-Fahrt im Mai/Juni 1931 machte, besser zu deuten. Er führt darüber folgendes aus (S. 51): „Auf unserer Fahrt im Mai/Juni zeigte sich wieder neuer Nachwuchs, und das gelegentliche Vorkommen von Eiern im Bodeneiernetz bewies, daß ein Laichen auch jetzt, wenn auch in geringem Maße, stattgefunden hatte. Die Eier ... wurden nur auf der Rückreise gefunden, und zwar 33 Stück auf der

Stolpebank, 1 Stück nordöstlich der Oderbank und 2 Stück auf der Möenbank. Auf der Prerowbank und in der Neustädter Bucht (Rückreise) fingen wir einige eben ausgeschlüpfte Larven (5—6 mm), ferner etwas ältere, jedoch in der Mehrzahl noch nicht 10 mm Länge erreichende östlich von Rügen . . .“ Diese Befunde stehen ganz im Einklang mit meinen Feststellungen über das Auftreten der Frühjahrsbrut von *A. tobianus*. Bei der Lückenhaftigkeit der früheren Beobachtungen ist es begreiflich, daß man den im Flachwasser neu auftretenden Nachwuchs nicht als von den in den Monaten Februar—April in den Tiefenbecken vorhandenen großen Larvenmengen artverschieden erkannte, sondern als Beweis für die sich über einen längeren Zeitraum erstreckende Laichzeit einer einzigen Art ansah.

Bei der reichlich vorhandenen Nahrung und den hohen Wassertemperaturen wächst die Brut in den Sommermonaten rasch heran, und die Jungfische nehmen bald die Lebensgewohnheiten der erwachsenen Tiere an, so daß sie von dem langsam fischenden Knüppelnetz nur zufällig erbeutet werden können. Die Zahl der im Wasser schwärmenden Larven nimmt allmählich ab. Während der „Poseidon“-Fahrt vom 14. Juli bis 7. August 1938 wurden in 61 Fängen mit dem Knüppelnetz, die sich über das ganze Gebiet der Ostsee bis in die Gewässer um Gotland verteilen, insgesamt nur 126 Larven von *A. tobianus* mit Längen von 5—19 mm erbeutet. Allerdings wurden hierbei die flachen Küstengebiete nur selten berührt. Bemerkenswert ist, daß einzelne Larven auch fern von der Küste über tiefem Wasser angetroffen wurden, so im Bornholmbecken über 60—77 m. Als Besonderheit sei der Fang eines 7 mm großen Exemplares im Gotlandbecken bei 152 m Wassertiefe erwähnt. In diesen Fällen hielten sich die Larven wohl zumeist in den höheren Wasserschichten auf, von denen das aus der Tiefe heraufkommende Netz hin und wieder ein Exemplar erfaßte.

Die Erfahrungen auf dieser Reise legen die Vermutung nahe, daß auch die während der Juli/August-Fahrt 1907 von S. STRODTMANN (1918) gefangenen *Ammodytes*-Larven der Art *A. tobianus* angehören. Jene Fahrt erstreckte sich bis in die nördliche Ostsee. Die dabei häufig vorgenommenen Horizontalzüge mit Brutnetzen in verschiedenen Wassertiefen brachten auf verschiedenen Plätzen, so auf der Mittelbank, im Gotlandbecken, bei Dagö und im Landorts-Tief, eine größere Anzahl Jugendformen von *Ammodytes*, über deren Größe allerdings keine Angaben gemacht werden. Beim Fischen mit dem Brutnetz unter der Oberfläche wurden im allgemeinen mehr Larven erbeutet — im Mittel aller erfolgreichen Fänge 10 Stück — als in mittlerer Tiefe und über dem Boden (3—4). Insgesamt wurden in 144 Horizontalfängen 402 Exemplare gezählt, davon allein 57 bzw. 56 in Tiefenfängen mit dem Knüppelnetz im südlichen Gotlandbecken und im Landsort-Tief. In der Mehrzahl dürften sie wohl Abkömmlinge von *A. tobianus* gewesen sein. An der finnischen Küste sind von Mitte Juni bis Anfang August vereinzelt jugendliche Exemplare unter 10 mm beobachtet worden (G. GOTTBERG 1910), die zwar als *A. lanceolatus* angesehen wurden, aber wahrscheinlich der viel häufigeren Art *A. tobianus* zugehörten. Auch die am 3.VI. 1904 bei Jürmö gefundenen Eier stammten wohl von dieser Art.

c) *Ammodytes lanceolatus*.

Von der Fahrt im Juli/August 1938 erwartete ich nähere Aufschlüsse über Auftreten und Verbreitung der Brut dieser Art. Eine sorgfältige Prüfung der gefangenen Jugend-

stadien ergab nur eine einzige *lanceolatus*-Larve von 23 mm. Während der Septemberfahrt 1937 wurden im pommerschen Küstengebiet 7 Exemplare von 26–36 mm Länge erhalten. Es sind dies bisher die einzigen sicher bestimmten Jugendstadien dieser Art in der Ostsee, alle früheren Angaben über ihr Vorkommen sind nur Vermutungen. Wahrscheinlich wird die eingehende Untersuchung eines kleinen Gebietes in Küstennähe die gewünschte Aufklärung über die Lage der Laichplätze bringen und so die Lücke in unserer Kenntnis schließen.

d) *Ammodytes tobianus* Herbstlaicher.

Auf zwei Fahrten mit „Poseidon“ im September 1937 und Oktober/November 1938 bot sich Gelegenheit, das Vorkommen von *Ammodytes*-Brut in der Ostsee im Herbst zu studieren. Die Zahl der hierbei erbeuteten Larven ist nicht erheblich, zumal sie sich auf viele Fänge in dem ausgedehnten Gebiet der südlichen Ostsee verteilen. Immerhin geben sie eine Vorstellung davon, wo sich diese Herbstbrut vorzugsweise aufhält. Es sind die Randgebiete des Arkona- und Bornholmbeckens. Ihr Vorkommen ist aber nicht auf die Küstennähe beschränkt, wenn hier auch zuweilen größere Fänge erhalten wurden. Sie finden sich im Gegensatz zur Frühjahrsbrut auch häufig fern von der Küste über größerer Wassertiefe, z. B. im Bornholmbecken.

Tabelle 11.
Herbstbrut von *Ammodytes tobianus* in der Ostsee.
September bis Anfang November.

| Datum | Länge in mm | | | | | | | Anzahl | Mittl. Länge mm |
|--------------------|-------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-----------------------|
| | 5–9 | 10–14 | 15–19 | 20–24 | 25–29 | 30–34 | 35–39 | | |
| 14.–27. IX. 1937 | 17 | 26 | 24 | 8 | 3 | 2 | 2 | 82 | 16 |
| 14. X.–7. XI. 1938 | 20 | 40 | 61 | 26 | 12 | 2 | — | 161 | 17 |

Die geringe Größe der meisten Larven im September weist darauf hin, daß sie erst vor geraumer Zeit geschlüpft waren. Die größeren Exemplare mögen Nachzügler der Frühjahrsbrut sein, da noch Anfang August einige wenige jugendliche Stadien unter 10 mm gefangen wurden. Eine Abgrenzung der Frühjahrs- und Herbstlaichzeit ist allerdings auf Grund dieser zeitlich weit auseinanderliegenden Untersuchungen nicht möglich, dazu bedürfte es eines in kurzfristigen Abständen gesammelten umfangreicheren Materials. Da jedoch die Reifeuntersuchungen an den erwachsenen Tieren ganz klar eine doppelte Laichzeit im Frühjahr und im Spätsommer erweisen, kann kein Zweifel sein, daß die im September und Oktober auftretenden jugendlichen Larven von den Herbstlaichern abstammen. Das anhaltende Schlüpfen dieser Brut zeigt sich in der nur unwesentlichen Erhöhung der mittleren Länge.

Die im Herbst erhaltenen Larvenfänge sind, verglichen mit denen vom Mai/Juni, im allgemeinen recht gering (Abb. 11). In größerer Zahl — 20–50 Stück bei halbstündiger Schleppdauer des Knüppelnetzes — wurden sie in der Umgebung der Stolpebank, am Eingang zum Sund und an den Küsten Bornholms gefangen. Ferner sind noch Fänge vor der Küste von Rügen und Ostpreußen, im Arkonabecken und im südlichen Bornholmbecken, zu erwähnen. In der westlichen Ostsee wurden sie nur vereinzelt gefunden.

Leider war es nicht möglich, auch im Herbst einen Küstenabschnitt auf das Vorkommen von *Ammodytes*-Larven hin eingehend zu untersuchen. Hierfür würde sich besonders das Gebiet der Stolpebank eignen, da hier zwischen Bank und Küste nach den Ergebnissen im September 1937 ein ausgedehntes Laichrevier vorzuliegen scheint. Obwohl vor Kolberg laichende Sandaale in größerer Zahl gefangen wurden (vgl. S. 58), war hier die Zahl der erbeuteten Larven gering, die Mehrzahl der Knüppelnetzfüge war ergebnislos, da das Laichen wohl eben erst begonnen hatte.

Mit einigen fließend reifen Tieren führte ich hier die künstliche Befruchtung aus. In ein Wasserglas mit etwas Seewasser wurden Eier abgestreift, dann einige Tropfen Sperma zugetan und der Inhalt durch leichtes Schwenken des Glases in rotierende Be-

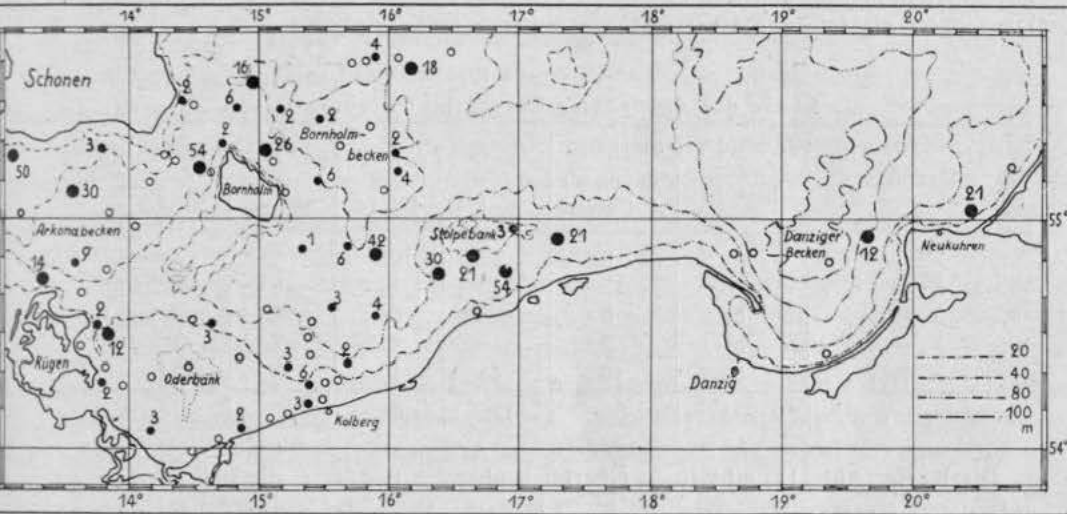


Abb. 11. Verbreitung der Herbstbrut von *Ammodytes tobianus* in der südlichen Ostsee. Nach Fängen mit dem Knüppelnetz im September-November 1937–1938 (Anzahl in 30 Min.).

wegung gebracht. Die befruchteten Eier hafteten sofort an der Wand und am Boden des Gefäßes in dünner Schicht an, ebenso bei einem zweiten Versuch auf einem eingebrachten Objektträger, auf dem sie dann bequem unter dem Mikroskop kontrolliert werden konnten. Die Eier entwickelten sich bei einer Wassertemperatur von 14–15°C und häufigem Wasserwechsel normal. Nach 9 Tagen begannen die ersten Larven zu schlüpfen, die vollkommen normales Aussehen hatten, die übrigen schlüpfen in den folgenden Tagen. Eine beträchtliche Verzögerung der Entwicklung und des Schlüpfvorganges, wie sie E. EHRENBACH (1904) bei einem solchen Versuch beobachtete, trat nicht ein.

Die Herbstfahrten der Jahre 1937 und 1938 waren die ersten, die von deutscher Seite aus in den Monaten September und Oktober unternommen wurden. Zuvor hatten nur im November zweimal Fahrten mit „Poseidon“ stattgefunden. Auf der ersten dieser Reisen im Jahre 1903 fing STRODTMANN (1904) vier größere Jugendstadien von 26–40 mm Länge, die er *A. lanceolatus* zurechnen möchte. Sie gehören aber wohl zu *A. tobianus*, ebenso wie die jugendlichen Larven — z. T. noch mit Dottersack —, von denen er mit dem Scherbrutnetz insgesamt 40 Stück erbeutete, die Mehrzahl davon in der östlichen Ostsee

(24 im Arkonabecken, 11 im Danziger Becken). Während der Novemberfahrt 1908 in der westlichen Ostsee hat C. APSTEIN (1911) keine *Ammodytes*-Larven vorgefunden.

Die Schwärmzeit der Herbstbrut von *A. tobianus* fällt zeitlich mit dem Auftreten der Brut des Herbstherings zusammen. Über deren Häufigkeit in Ostsee und Kattegat werden seit einer Reihe von Jahren namentlich von dänischer und schwedischer Seite aus regelmäßig umfassende Untersuchungen vorgenommen, und es kann kein Zweifel sein, daß bei den dabei ausgeführten zahlreichen Horizontalfängen auch öfters jugendliche Larven des Sandaals mitgefangen worden sind. An diesen Untersuchungen hat sich Deutschland in den Jahren 1927—1931 durch Fischkutterfahrten beteiligt. In den hierüber vorliegenden Berichten macht K. ALTNÖDER (1928, 1930, 1932) genaue Angaben über Vorkommen und Größe von *Ammodytes*-Larven in den Fängen mit dem Ringtrawl. Danach ist die folgende Übersicht zusammengestellt.

Tabelle 12.
Länge der *Ammodytes*-Larven im Oktober, Ostsee.

| Datum | Anzahl der Stationen | | Länge in mm | | | | Anzahl |
|---------------------|----------------------|--------------------|-------------|-------|-------|-------|--------|
| | befischt | davon m. A.-Larven | 5—9 | 10—14 | 15—19 | 20—24 | |
| 6.—9. X. 1927 . . | 43 | 9 | 56 | 43 | 6 | 1 | 106 |
| 3.—23. X. 1928 . . | 58 | 12 | 28 | 13 | 8 | 2 | 51 |
| 6.—26. X. 1929 . . | 51 | 5 | — | 14 | 2 | 1 | 17 |
| 10.—27. X. 1930 . . | 50 | 2 | — | — | 2 | 1 | 3 |
| 12.—23. X. 1931 . . | 30 | 10 | 44 | 10 | 3 | 2 | 59 |
| Insgesamt | 232 | 38 | 128 | 80 | 21 | 7 | 236 |

Die Karte (Abb. 12) gibt einen Überblick über die Fundorte, die sich über das ganze untersuchte Küstengebiet verteilen. Es ist bemerkenswert, daß der größte Fang (89 Stück in 30 Min., 15. X. 1927) im Greifswalder Bodden erhalten wurde. Nach allem kann es sich bei diesen Larven nur um Abkömmlinge von *A. tobianus* handeln. An einigen Fängen,

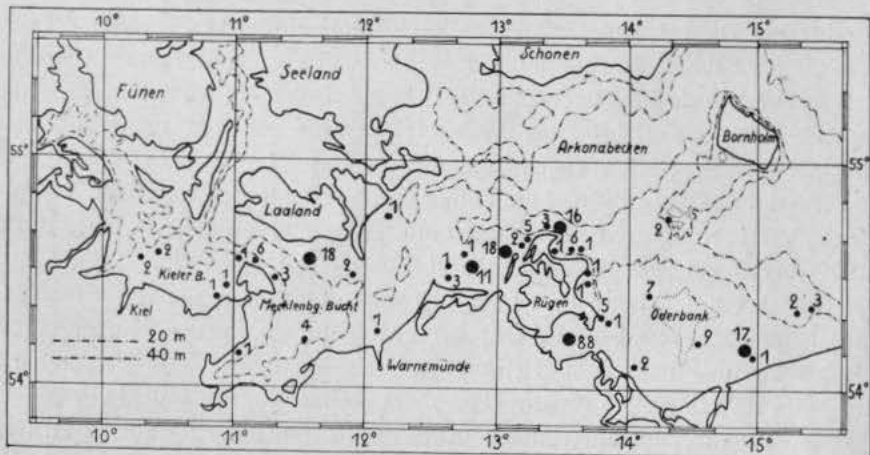


Abb. 12. Vorkommen der Herbstbrut von *Ammodytes tobianus* in der südlichen Ostsee. Nach Fängen mit dem Ringtrawl im Oktober 1927—1931 von K. ALTNÖDER (Anzahl in 30 Min.).

die mir Dr. ALTNÖDER zur Prüfung zur Verfügung stellte, konnte ich mich von der Richtigkeit dieser Vermutung überzeugen. Die Ergebnisse der 5 Fahrten sind recht ungleich. Die größte Zahl wurde 1927 gefangen, recht wenig 1929 und besonders 1930. In diesen beiden Jahren fehlten die kleinsten Stadien unter 10 mm, die sonst mehr als die Hälfte stellten.

Weitere Angaben in der Literatur über das Vorkommen von jugendlichen *Ammodytes*-Larven in anderen Teilen der Ostsee im Herbst habe ich nicht gefunden. In den Fängen aus den finnischen Gewässern (G. GOTTBURG 1910) in den Monaten September—November waren Jugendstadien unter 20 mm Länge nicht vorhanden. Trotzdem ist es ziemlich sicher, daß es auch in den zentralen und nördlichen Teilen der Ostsee eine Herbstlaichzeit gibt (vgl. S. 115).

3. Jugendstadien von *Ammodytes* in der Nordsee.

Die Erörterung über das Auftreten und die Verbreitung der Jugendstadien in der Nordsee muß sich vorwiegend auf Angaben in der Literatur stützen. Allerdings sind auch hier, wie in der Ostsee, die Arten des Sandaals nur selten Gegenstand eingehender Fischbrutuntersuchungen gewesen. Das Studium während der Forschungsfahrten galt vielmehr den Jugendstadien der Nutzfische. Deshalb hat man sich hierbei auch meist auf die Zählung der mitgefangenen *Ammodytes*-Larven beschränkt. Dabei ist aber ein so umfangreiches Beobachtungsmaterial zusammengetragen worden, daß seine nachträgliche Bearbeitung und Auswertung für die hier erörterten Probleme lohnend erschien. Dies gilt vor allem für die deutschen Terminfahrten in der Nordsee in den Jahren 1902—1909. Ein ganz spezielles Studium hat man der Verbreitung der *Ammodytes*-Brut in den schottischen Gewässern gewidmet, und von Plymouth am westlichen Kanal liegen neuere Untersuchungen vor, die die Fluktuationen in der Häufigkeit der Fischbrut zum Gegenstand haben.

a) *Ammodytes marinus*.

Auf die große Häufigkeit der *Ammodytes*-Larven in den ersten Monaten des Jahres, besonders im Februar/März, ist schon einleitend hingewiesen worden. Die Erwartung, daß ihre Untersuchung die Zugehörigkeit zu *A. marinus* ergeben würde, fand ich am Material aus den Monaten März und April der Jahre 1935—1937 bestätigt, das ich von Dr. BÜCKMANN-Helgoland erhielt. Die folgende Übersicht ist nach den von S. STRODTMANN (1907) und E. EHRENBAUM (1907, 1909) veröffentlichten Fangtabellen der Nordseefahrten 1902—1909 zusammengestellt worden (Tab. 13).

EHRENBAUM (1904) gibt als Zeit ihres Hauptvorkommens Mitte Januar bis Ende März an. In größter Menge sind sie mit dem Eiernetz gegen Ende Februar und Mitte März gefangen worden. Die Dichte unter 1 m² geht häufig in die Hunderte; der höchste Wert wurde am 15. III. 1903 mit 531 pro m² beim Feuerschiff „Hörnsriff“ festgestellt. Im April liegen die Zahlen erheblich niedriger, und im Mai sind die Larven in der Regel quantitativ nicht mehr erfaßbar.

Genaue Messungen über die Größe dieser Jugendformen liegen aus jenen Jahren nicht vor. S. STRODTMANN teilt a. a. O. (1904, S. 103) lediglich mit, daß in der Nordsee in den Monaten Januar bis März immer nur sehr jugendliche Spierlings-Larven gefangen

Tabelle 13.
Fänge von *Ammodytes*-Larven in der Nordsee.
Januar bis Mai 1902–1909.

| Datum | Anzahl der Stationen mit Eiernetz | Davon mit <i>Ammod.</i> -Larven | Anzahl pro m ² | | In Horizontalfängen | |
|---------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|---------------------------|-------------------|----------------------|---------------|
| | | | im Mittel | Höchstzahl | Anzahl der Stationen | Anzahl Larven |
| 18.–25. I. 1906 | 10 | — | — | — | — | — |
| 5.–17. I. 1909 | 12 | — | — | — | 4 | 4 |
| 5.–6. II. 1904 | 3 | 2 | 8 | 15 | — | — |
| 12.–21. II. 1905 | 16 | 5 | 52 | 126 ¹⁾ | 5 | 3850 |
| 13.–25. II. 1906 | 11 | 3 | 41 | 70 | 10 | 7935 |
| 18.–27. II. 1907 | 11 | 1 | 342 | 342 | 1 | 1400 |
| 3.–8. II. 1908 | 16 | 1 | 14 | 14 | 3 | einige |
| 15. II.–9. III. 1908 . . | 22 | 7 | 15 | 62 | 6 | 35 |
| 5.–25. III. 1903 | 51 | 33 | 67 | 531 | 32 | 5547 |
| 11.–25. III. 1904 | 15 | 7 | 33 | 92 | 8 | 654 |
| 2.–20. III. 1905 | 43 | 6 | 21 | 66 | 6 | 84 |
| 12.–15. III. 1908 | 13 | 11 | 33 | 231 | 14 | viele |
| 3.–18. IV. 1906 | 34 | 12 | 12 | 33 | 22 | 1979 |
| 24. V.–1. VI. 1902 . . . | 12 | — | — | — | — | — |
| 27. IV.–5. V. 1903 . . . | — | — | — | — | 5 | 7 |
| 30. IV.–7. V. 1904 . . . | 13 | 4 | 20 | 53 | 7 | 202 |
| 10.–18. V. 1905 | 15 | — | — | — | 3 | 5 |
| 18.–19. V. 1905 | 14 | 2 | 1 | 1 | 5 | 28 |
| 14.–19. V. 1907 | 6 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |

wurden, die in den seltensten Fällen schon Spuren von Flossenstrahlen erkennen ließen, sehr im Gegensatz zu den gleichzeitigen Befunden in der Ostsee. EHRENBaum (1904) bildet eine Larve von 6,6 mm Länge ab, die am 19. I. bei Helgoland gefischt worden ist, und eine größere von 16,2 mm, dort am 27. IV. erbeutet.

Einige weitere Angaben über die Größe der Brut während der ersten Monate des Jahres verdanke ich Dr. BÜCKMANN, der mir seine Aufzeichnungen darüber zur Verfügung stellte.

Während einer „Poseidon“-Fahrt im Februar 1936 (1.–21.) in der Deutschen Bucht und der südlichen Nordsee wurden mit wenigen Ausnahmen, auf die ich noch zu sprechen komme, nur Larven unter 10 mm Länge gefangen, vorwiegend 5–7 mm groß. Während der Märzfahrten 1935 (7.–13.) und 1937 (1.–19.) in der Deutschen Bucht wurde die Brut nur wenig größer gefunden. Die Mehrzahl maß wiederum unter 10 mm, als größte Länge wurde 15 mm erreicht.

An einem größeren Larvenmaterial aus Knüppelnetzfangen, die auf einer Fahrt vom 26. IV. bis 3. V. 1936 in der südlichen Nordsee gemacht worden waren, erhielt ich die folgende Messungsreihe:

¹⁾ Für den Fang am 21. II. 1905 an Termination XV weist die Tabelle (S. STRODTMANN 1907) eine Larvenzahl von 1260 pro m² aus. Wahrscheinlich liegt hier ein Druckfehler vor, da zu dieser Zeit nirgends auch nur annähernd so hohe Fangzahlen verzeichnet sind und E. EHRENBaum (1910) für die Nordsee als Höchstwert 531 pro m² angibt.

Tabelle 14.
Jugendstadien von *Ammodytes marinus*, südliche Nordsee.
April/Mai 1936.

| Länge | 6-9 | 10-14 | 15-19 | 20-24 | 25-29 | 30-34 | 35-39 | 40-44 | 45-49 mm | Anzahl | Mittl. Länge |
|--------|-----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----------|--------|--------------|
| Anzahl | 10 | 58 | 461 | 362 | 129 | 89 | 23 | 8 | 1 | 1141 | 22 mm |

Die Messungsreihe reicht von 6 bis 47 mm, die mittlere Länge beträgt 22 mm. Alle diese Tiere, auch die kleinsten und die größten, gehören mit Sicherheit der Art *marinus* an. Wie zu erwarten, sind also auch in der Nordsee in vorgerückter Jahreszeit mit geeigneten Geräten größere Jugendstadien dieser Art zu fangen. Mit 22 mm im Mittel Ende April sind sie nur wenig kleiner als die am 23. und 24. IV. 1938 bei Rügen erhaltene Brut, dagegen erheblich kleiner als die in der Tiefe des Bornholmbeckens sich aufhaltenden Jugendformen, die Ende März, also einen Monat früher, bereits eine durchschnittliche Länge von 28 mm hatten (vgl. Tab. 9, S. 74-75).

Da ganz jugendliche Larven, z. T. noch mit Dottersack, zuweilen bereits Ende Januar in größerer Zahl auftreten — EHRENBAUM (1904) fing am 25. I. 1904 deren 2400 Stück in einem Oberflächenfang — und während der Monate Februar und März in sehr großer Zahl beobachtet werden, dürfen wir den Beginn der Schlüpfzeit der Brut etwa auf Mitte Januar anberaumen und ihre Dauer bis in den April hinein annehmen. Bei der langen Inkubationszeit der Eier infolge der winterlich tiefen Wassertemperaturen ist mit einer etwa Mitte Dezember beginnenden Laichzeit zu rechnen. Damit stimmen die Funde laichreifer Weibchen am 5. Dezember 1935 bei Helgoland und einer großen Anzahl von *Ammodytes*-Eiern an diesem Tage sowie am 3. I. 1902 an der gleichen Stelle überein.

Um einen Überblick über die Verbreitung der Brut von *A. marinus* in der Nordsee zu geben, habe ich nach den Fangtabellen der Fahrten im Februar—März der Jahre 1904 bis 1908 die Anzahl der Larven pro m² in eine Karte eingetragen und danach das in Abb. 13 wiedergegebene Übersichtsbild entworfen. Es zeigt in anschaulicher Weise, daß das Tiefengebiet zwischen der 20- und der 40-m-Linie ihr Hauptverbreitungsgebiet ist. Die dichtesten Werte liegen in der Umgebung des Hornsriff, des Sylter Außengrundes und des südlichen Austerngrundes. Sowohl gegen die Küste zu wie auch seewärts werden die Zahlen kleiner. Die Küstenzone innerhalb der 20-m-Linie kommt danach als Laichgebiet nicht in Frage, auch nicht die Doggerbank und die tieferen Gebiete der mittleren Nordsee.

Die holländischen Fischbrutuntersuchungen in den Jahren 1903 bis 1908 (J. BOEKE 1906, H. C. REDEKE und P. J. VAN BREMEN 1908, J. J. TESCH 1909) lieferten weitere Angaben über das Vorkommen von *Ammodytes*-Larven in der südlichen Nordsee (Flämische Bucht). Ihre Länge betrug nach den Fangtabellen im Januar und Februar 5—6 mm, woraus man mit Sicherheit schließen darf, daß es sich hierbei um die kürzlich geschlüpfte Brut von *A. marinus* handelt. Die Häufigkeit lag meist unter 10 pro m², zuweilen wurden auch größere Zahlen (bis 270) festgestellt. Die Wassertiefe an den Fangorten betrug 25—35 m. Für März wird die Größe der Larven mit 5—11 mm angegeben, für April mit 6—20 mm; Vertikalfänge brachten bis zu 132 und 180 Stück pro m². Im Mai erreichten die Jugendstadien Längen bis 28 mm. Diese Größenangaben stimmen

aufs beste mit den Beobachtungen in der Deutschen Bucht überein. Durch Terminfänge auf dem Feuerschiff „Sandettié“ in den Jahren 1931—1933 wurde das zeitliche Auftreten der frisch geschlüpften Brut auf Mitte Januar bis Ende März festgelegt, mit einem Maximum im Februar (J. FURNESTIN 1939).

In der nördlichen Nordsee schließen sich die Untersuchungen von A. BOWMAN (1914) an, der die Laichgebiete des Sandaals in den schottischen Gewässern in mehr-

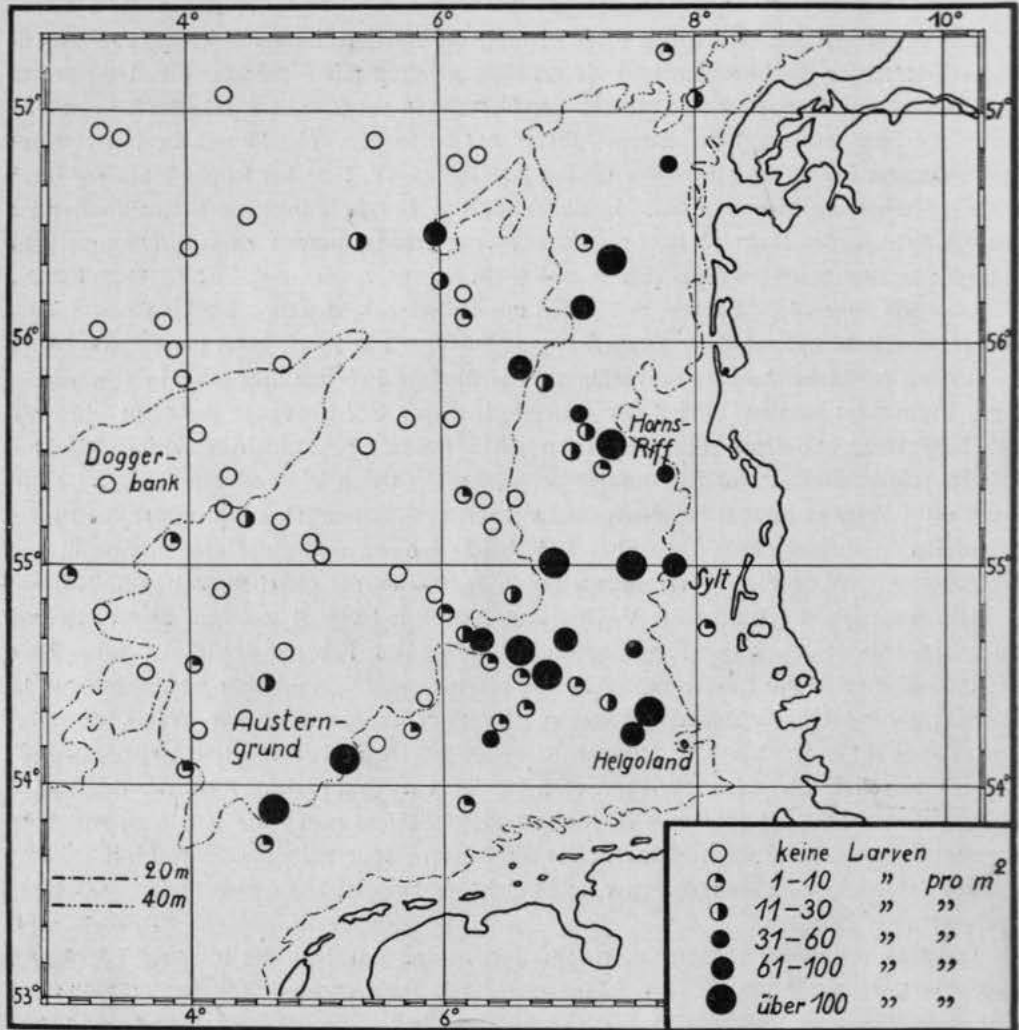


Abb. 13. Häufigkeit der Larven von *Ammodytes marinus* in der südöstlichen Nordsee. Nach Vertikalfängen Ende Februar-März 1904—1908.

jähriger Arbeit erforschte. In welchen Mengen die Brut hier vorhanden ist, geht schon allein aus der Tatsache hervor, daß während der Jahre 1904—1913 in dem Gebiet vom Firth of Forth bis zu den Shetlands an 381 Stationen mit 1387 Fängen insgesamt 175000 Larven gefangen wurden. Im Januar wurden sie noch vollständig vermißt, und auch im

Februar fanden sich nur wenige Exemplare im südlichsten Teil des Untersuchungsgebietes vor dem Firth of Forth, ein Beweis dafür, daß sich die Schwärmzeit der Brut von *A. marinus*, um die es sich hierbei handelt, nach Norden zu verzögert. Erst im März erscheint sie hier in großer Zahl. Ihre Länge beträgt zu dieser Zeit 6—8 mm, niemals mehr als 10 mm, deshalb kann man aus ihrer Verbreitung die Lage der Laichgebiete erschließen. Als ein solches von großer Ausdehnung muß man das ganze Untersuchungsgebiet mit weniger als 90 m Tiefe ansehen, so daß man vermuten darf, daß auch in den noch nicht untersuchten Gewässern nördlich von Schottland wichtige Laichplätze liegen. Ein Gebiet größter Häufigkeit erstreckt sich am Nordrand der Nordsee von Nordschottland und den Orkneys bis Fair-Isle. Hier ergaben Vertikalfänge eine durchschnittliche Dichte von mehr als 125 pro m²; in Horizontalfängen mit einem Netz von 1 m Durchmesser wurden im Mittel bei halbstündiger Dauer nahe der Oberfläche 173, in mittlerer Tiefe 3683 und über dem Boden 5523 Exemplare gezählt. Der Höchstfang betrug nahezu 20000 Stück. Diese Zahlen wurden bisher nirgends in der nördlichen Nordsee und auch sonst in keinem anderen Meeresgebiet erreicht. Doch auch in anderen Gegenden war die Larvendichte beträchtlich; nicht selten lagen die Durchschnittswerte pro m² über 10 und erreichten 40—50. Die Larven waren am zahlreichsten über Sandgrund, über muddigem Boden waren sie seltener. In der flachen Küstenzone mit weniger als 13 m Wassertiefe fehlten sie, ebenso in den zentralen Teilen der Nordsee. Man fand die Beobachtung von McINTOSH und PRINCE (1890) bestätigt, daß beim ersten Auftreten der Larven im Plankton sehr wenige mit dem anhängenden Dottersack gefunden werden. Offenbar hält der schwere Dotter sie in Nähe des Bodens fest, so daß sie schwer zu fangen sind. Erst nach seiner Resorption erscheinen sie auch in höheren Wasserschichten in größerer Zahl.

Bisher ist mir nicht bekannt geworden, daß man an der Südküste von England *A. marinus* nachgewiesen hat. Aus Mitteilungen über den Fang von 4—9 mm großen *Ammodytes*-Larven in den Monaten Januar bis März bei Plymouth (R. S. CLARK 1920) möchte ich jedoch schließen, daß auch im Kanal, wie in der benachbarten südlichen Nordsee, die in den ersten Monaten des Jahres auftretenden Jugendstadien dieser Art zuzuzählen sind, wenn die untere Größengrenze von 4 mm — für den Februar wird sogar nur 3 mm angegeben — auch sehr niedrig ist. Ihre Menge ist allerdings weit geringer als in der Nordsee, wo man in Horizontalfängen viele Hundert erbeuten kann. Die Zahl der in Schrägfängen von $\frac{1}{2}$ Stunde an einer Terminstation 2 Seemeilen östlich des Eddystone-Leuchtturmes über 53 m Wassertiefe erhalten *Ammodytes*-Larven betrug maximal 91 Stück (Februar 1928). Aus den von F. S. RUSSELL (1930, 1935, 1936, 1937) veröffentlichten Fangtabellen dieser in wöchentlichen Abständen ausgeführten Terminfänge mit einem 2-m-Ringtrawl ergeben sich für die Jahre 1927—1936 die folgenden Mittelwerte: Januar 2, Februar 17, März 20, April 2. Auch hier ist in der Regel der März, zuweilen auch der Februar der Monat, in dem die meisten Larven vorkommen.

b) *Ammodytes tobianus*.

Wie mir Dr. KÜNNE mitteilte, werden in den Sommermonaten bei Helgoland nur selten *Ammodytes*-Larven gefangen. Auf meine Bitte hin achtete er im Sommer und Herbst 1936 besonders darauf und ließ auch zuweilen mit geeigneten Geräten danach fischen. Die Mehrzahl der Fänge war jedoch ergebnislos. Nur im Juli wurden, neben einer größeren

Anzahl Jugendstadien von *A. lanceolatus*, insgesamt 5 Larven von 8—13 mm Länge erhalten, deren Pigmentierung einwandfrei die Zugehörigkeit zu *A. tobianus* nachwies. Da auch in den Fangproben vom Frühjahr nur vereinzelt abgelaichte Exemplare der Frühjahrsrasse gefunden wurden, ist es wenig wahrscheinlich, daß diese Form in der Umgebung der Insel in stärkerem Maße zum Laichen schreitet. Ihre hauptsächlichsten Laichplätze müssen wir, wie auf S. 57 näher ausgeführt wurde, in Küstennähe suchen. Bislang liegen jedoch noch keine Fischbrutuntersuchungen in den hierfür in Betracht kommenden Küstengewässern vor. Wir dürfen die Frühjahrsbrut hier in den Monaten Mai bis Juli erwarten. Aus der Fangzeit allein kann man aber noch nicht auf die Artzugehörigkeit schließen, da z. B. einige 6—7 mm große Larven, die Anfang Mai 1936 vor den Ostfriesischen Inseln erbeutet wurden, mit Sicherheit als *A. marinus* bestimmt wurden (Tab. 14, S. 87). Nur ein Exemplar von 5 mm gehörte vielleicht zu *A. tobianus*. Ob es sich bei den Larven, die während der Mai-Fahrten 1905—1907 (vgl. Tab. 13, S. 86) z. T. in Küstennähe gefangen wurden, in einzelnen Fällen um solche von *A. tobianus* handelt, kann mangels Größenangaben nicht entschieden werden. Ab Juni müssen wir auch mit dem Auftreten der Brut von *A. lanceolatus* rechnen. E. EHRENBaum hat jedoch zu Unrecht alle in dieser Zeit beobachteten Larven dieser Art zugewiesen.

Die wenigen Beobachtungen über das Vorkommen der Frühjahrsbrut in der Deutschen Bucht stehen in einem bemerkenswerten Gegensatz zur Häufigkeit der erwachsenen Tiere in diesem Küstenbereich. Es ist eine höchst sonderbare Tatsache, daß wir über die Brutplätze eines so ungemein häufigen Fisches fast nichts wissen, und dies vor allem deshalb, weil sie im unmittelbaren Küstenbereich liegen, dem man bisher hinsichtlich der Fischbrut wenig Beachtung geschenkt hat.

Aus dem gleichen Grund ist es auch nicht bekannt, ob die Herbstbrut von *A. tobianus* das flache Küstengebiet in größerer Zahl bevölkert. Über ihre Verbreitung im Nordseeraum können aber aus Untersuchungsfahrten der letzten Jahre einige Aufschlüsse gewonnen werden. Allerdings haben mir die Larven, mit Ausnahme derjenigen von der Januarfahrt 1935 in die Flämische Bucht, nicht vorgelegen. Aus den Fangtabellen und Messungen, die mir Dr. BÜCKMANN zur Verfügung stellte, ergibt sich jedoch, daß in den Monaten September—November auf der Doggerbank und in der südlichen Nordsee Jugendstadien von 5—10 mm Größe auftreten, die der Herbstbrut von *A. tobianus* zugerechnet werden müssen. Die beigefügte Karte (Abb. 14) gibt über die Lage der Fundorte Auskunft; die Fahrten galten der Untersuchung der Heringsbrut im Gebiet der Doggerbank, der ostenglischen Küste und der Flämischen Bucht. Die Messungen sind in der nebenstehenden Tabelle 15 zusammengestellt.

Die Angaben für die Monate September—Dezember beruhen auf einigen Vertikalfängen mit dem Helgoländer Larvennetz. Bei der Fahrt im September—Oktober 1936 sind einige größere Jugendstadien (bis 38 mm) weggelassen worden, da ihre Zugehörigkeit zu *A. tobianus* fraglich ist. Die durchschnittliche Größe der übrigen Larven aus den letzten Monaten des Jahres ist recht klein, noch geringer als zur gleichen Zeit in der Ostsee. Noch Anfang Dezember wurden in der Flämischen Bucht jugendliche Larven von 5 bis 7 mm festgestellt. Ich glaube, daß es sich auch hierbei um Nachzügler der Herbstbrut handelt. Ein umfangreiches Material aus Knüppelnetzfangen, das ich von der Januarfahrt 1935 erhielt, ergab nämlich, daß zu dieser Zeit nur Jugendstadien von *A. tobianus* vor-

handen waren, von wenigen etwa 6 cm großen Jungfischen der Art *A. marinus* abgesehen. Ihre Länge variierte erheblich, das kleinste Exemplar maß 6 mm, das größte 41 mm; die Mehrzahl war 10–20 mm groß. Alle Anzeichen deuten darauf hin, daß die Herbstlaicher in diesem südlichsten Teil der Nordsee ziemlich spät zur Fortpflanzung schreiten.

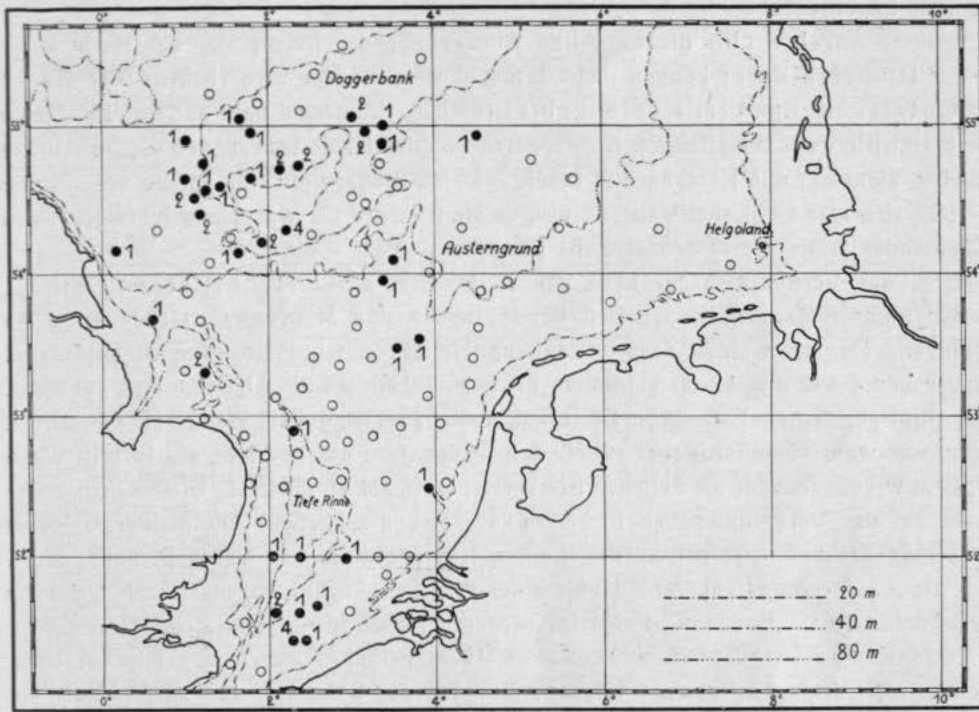


Abb. 14. Häufigkeit der Herbstlarven von *Ammodytes tobianus* in der südlichen Nordsee. Nach Vertikalfängen im September–November 1934–1936. (Anzahl pro m².)

Tabelle 15.
Ammodytes tobianus, Länge der Herbstbrut in der Nordsee.

| Monat | Fanggebiet | Länge in mm | | | | | | Anzahl | Mittl. Länge |
|-----------------|-----------------|-------------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|--------------|
| | | 5–9 | 10–14 | 15–19 | 20–25 | 25–29 | 30–41 | | |
| Sept.–Okt. 1936 | Westteil der | 4 | — | — | — | — | — | 4 | 7 mm |
| Oktober 1934 | Doggerbank, | 5 | 5 | — | — | — | — | 10 | 10 „ |
| Oktober 1935 | engl. Küste | 8 | 4 | 2 | — | — | — | 14 | 10 „ |
| Nov.–Dez. 1934 | Flämische | 11 | 4 | 3 | 3 | — | — | 21 | 12 „ |
| Nov.–Dez. 1935 | Bucht, Kanal | 8 | 2 | 3 | 1 | 1 | — | 15 | 11 „ |
| Januar 1935 | Flämische Bucht | 18 | 112 | 96 | 29 | 17 | 4 | 276 | 18 „ |

Wie schon erwähnt wurde, konnten im August und September 1936 bei Helgoland keine *tobianus*-Larven gefangen werden. Es ist dies schwer zu erklären, da doch unweit der Insel auf der Loreley-Bank zur selben Zeit Schwärme reifer und abgelachter Sandaale festgestellt wurden. E. EHRENBAUM (1904) fischte am 12. IX. 1898 bei Helgoland einige frisch geschlüpfte Larven, die er *A. tobianus* zuteilte, da sie das gleiche Aussehen hatten

wie die künstlich erbrüteten Larven dieser Art. Die von ihm gegebenen Abbildungen (Taf. VII, Abb. 82 und 83) bestätigen die Richtigkeit dieser Vermutung. Am 14. IX. 1902 fand er bei Helgoland in der Nähe des Platzes, an dem im Winter viele Eier von *A. marinus* erhalten worden waren, ein weitentwickeltes Ei, das im Laboratorium später eine typische *tobianus*-Larve entließ.

Nähere Angaben über die Lage und Ausdehnung der Laichplätze der Herbstlaicher in der Deutschen Bucht können nicht gemacht werden; hier wird ebenfalls der Mangel an Untersuchungen im Küstengebiet fühlbar. Immerhin geht aus den Funden der Herbstbrut in der südwestlichen Nordsee fern von der Küste hervor, daß diese Form zum Laichen nicht auf das Küstengebiet beschränkt ist, sondern auch die offene See aufsucht. Sie hält sich hier wohl auch dauernd auf, da sie während der wärmeren Jahreszeit an der Helgoländer Düne oft in großer Zahl gefangen wird.

Über das Vorkommen der Brut von *A. tobianus* an der schottischen Ostküste in den Sommermonaten finden sich bei McINTOSH und MASTERMAN (1897) einige Mitteilungen. Danach werden dort im Juli und in der ersten Hälfte August eine Anzahl Larven von 4–12 mm Länge gefunden, die augenscheinlich die Abkömmlinge der im Mai oder Juni abgelegten Eier sind. Die erhaltenen Fänge sind weit kleiner als die aus dem März, was wahrscheinlich daher rührt, daß in der Juni-Laichperiode die Eier in Wasser abgelegt werden, das für die üblichen Fischereioperationen zu flach ist. Diese Ausführungen lassen auf das Vorkommen von Frühjahrslaichern schließen. Die geringe Größe der zu Beginn des Sommers gefundenen Larven legt allerdings den Verdacht nahe, daß sie z. T. zu *A. lanceolatus* gehören. Unter einer größeren Anzahl Jugendstadien dieser Art, die während einer „Poseidon“-Fahrt im September 1925 in 4–5 Seemeilen Abstand von der schottischen Ostküste (SCHNAKENBECK 1928) gefangen waren und mir zur Untersuchung zur Verfügung gestellt wurden, fand ich nur 5 Larven von *A. tobianus*. Ihre Größe — 18–27 mm (5. IX.) — läßt keinen sicheren Schluß zu, welcher Rasse sie zuzurechnen sind. Wahrscheinlich sind es die letzten Abkömmlinge der Frühjahrsbrut, da die zu gleicher Zeit gefangenen *lanceolatus*-Larven zumeist kleiner waren (siehe später). Über das Auftreten jugendlicher Larven im Spätherbst liegen von schottischer Seite keine näheren Beobachtungen vor, von McINTOSH und PRINCE (1890) wird lediglich ihr Vorkommen im Oktober für die Bucht von St. Andrews angegeben.

Im westlichen Kanal sind im Anschluß an die Hauptschwärmzeit in den ersten Monaten des Jahres, die *A. marinus* zugeschrieben wurde, von Mai bis Oktober Jugendstadien von *A. tobianus* vorhanden. Die von F. S. RUSSELL veröffentlichten Fangzahlen ergeben, wenn man aus den verschiedenen Jahren die höchsten Monatsmittel aussucht, ein deutliches Maximum für August und September. Dies weist auf Herbstlaicher hin. Noch im November hat M. LABOUR (nach R. S. CLARK 1920) zwei *tobianus*-Larven von 4–5 mm erhalten. Andererseits wurden so kleine Exemplare auch bereits im Mai und Juni festgestellt, womit für den westlichen Kanal auch eine Frühjahrslaichzeit erwiesen ist. Von diesen Frühjahrs-Larven hat E. FORD (1920) eine genaue Beschreibung gegeben.

c) *Ammodytes lanceolatus*.

Da die Jugendstadien dieser Art an ihren besonderen Merkmalen gut zu erkennen sind, würde es nicht schwer sein, an Hand eines in geeigneter Weise gesammelten Materials die

Zeit ihres Vorkommens und ihre räumliche Verbreitung darzulegen. Einige Aufschlüsse hierüber geben Knüppelnetzfüge, die während der „Poseidon“-Fahrten im September 1925 (SCHNAKENBECK 1928) und im August/September 1928 in der nördlichen Nordsee ausgeführt wurden. Da das Material aufbewahrt worden ist, war eine Nachprüfung möglich. Sie ergab außer den bereits erwähnten wenigen Larven von *A. tobianus* eine größere Anzahl Jugendstadien von *A. lanceolatus*. Die wenigen Fänge zeigen, daß sie sowohl in Küstennähe wie auch in weiterer Entfernung von Land über tiefem Wasser vorkommen. Ihre Größe ist in der folgenden Tabelle aufgeführt, zusammen mit einem Fang aus der tiefen Rinne südöstlich von Helgoland vom 30. VII. 1936.

Tabelle 16.
Larven von *Ammodytes lanceolatus*, Nordsee.

| Datum | Fangort | Länge in mm | | | | | | | | Anzahl | Mittl. Länge |
|-----------------------|----------------|-------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----|--------|--------------|
| | | 6—9 | 10—14 | 15—19 | 20—24 | 25—29 | 30—34 | 35—39 | | | |
| 30. VII. 1936 | Helgoland | 15 | 96 | 21 | — | — | — | — | 132 | 13 mm | |
| 5.—8. IX. 1925 | Nördl. Nordsee | — | 5 | 4 | 1 | 1 | 1 | 2 | 18 | 21 „ | |
| 25. VIII.—2. IX. 1928 | Nördl. Nordsee | 10 | 38 | 29 | 13 | 2 | 1 | 2 | 95 | 16 „ | |

Die z. T. geringe Größe der Larven aus der nördlichen Nordsee legt die Vermutung nahe, daß hier das Laichen später erfolgt als in der südlichen Nordsee, was ja auch für *A. marinus* und wahrscheinlich ebenfalls für die Frühjahrsrasse von *A. tobianus* zutrifft. Die Zeiten und die Gebiete ihres hauptsächlichen Vorkommens in der Deutschen Bucht sind nicht näher bekannt. E. EHRENBAUM (1904) erhielt in der Zeit vom Juli bis September oftmals Larven von 4,4—15 mm, die er als *A. lanceolatus* ansah. Bei ganz jungen Exemplaren war ihm die grünliche Färbung der Ölkugel, die den Eiern dieser Art eigen ist, ein Hinweis auf die Artzugehörigkeit. Wie an einem Beispiel bereits dargelegt wurde (S. 66), waren unter den größeren Jugendstadien jedoch auch *A. tobianus* vertreten.

Sonst liegen nur noch aus dem westlichen Kanal exakte Angaben über das Auftreten der Jugendformen von *A. lanceolatus* vor, nachdem E. FORD (1920) ihre besonderen, leicht erkennbaren Artmerkmale beschrieben hatte. Sie sind hier wesentlich häufiger als die von *A. tobianus*. R. S. CLARK (1920) gibt Juli und August als die Monate größter Häufigkeit und Längen von 5—29 mm an. Wenn sie auch zusammen mit *A. tobianus* im selben Netzzug enthalten sind, ist dieser doch in Küstennähe zahlreicher, jener ferner vom Land. In den Terminfängen von F. S. RUSSELL (1930—1937) fanden sich fast das ganze Jahr über — mit Ausnahme der Monate November und Dezember — Jugendformen von *A. lanceolatus*; dabei mag es sich z. T. aber um größere Exemplare gehandelt haben. Zuweilen wurden zwar die besten Fänge im Juli und August gemacht, in der Regel waren sie jedoch im Mai am häufigsten. Für diesen Monat ergibt sich aus den Jahren 1930—1936 ein Mittel von 7 Stück pro Fang (30 Min.), maximal wurden 23 als Monatsmittel errechnet.

Eine Vorstellung von der Häufigkeit der drei Arten am Fangplatz gewinnt man, wenn die Monatsmittel zusammengezählt werden. Als Durchschnitt für die Jahre 1930—1936 erhält man die folgenden Werte:

| | |
|--------------------------------------|-----|
| für <i>A. marinus</i> (Januar—April) | 32 |
| <i>A. tobianus</i> (Mai—Oktober) ca. | 2 |
| <i>A. lanceolatus</i> | 22. |

Die jährlichen Schwankungen in der Häufigkeit sind bei allen Arten recht beträchtlich, was wohl z. T. auch auf Änderung der Wasserströmung zurückzuführen ist, die die Brut mit sich führt, da über die genaue Lage der Laichplätze nichts bekannt ist.

V. Der Otolith als Ausweis der Geburtszeit und der Rassenzugehörigkeit.

Die Laichzeit ist nicht das einzige, aber sicherlich das wichtigste Merkmal, durch das sich die beiden Saisonrassen von *A. tobianus* unterscheiden. Die Tatsache, daß die eine Gruppe in den Frühjahrsmonaten, die andere im Spätsommer und Herbst zur Fortpflanzung schreitet, hat für jede eine Reihe weiterer Besonderheiten zur Folge, die in ihrer Gesamtheit den Lebensablauf eines Individuums bestimmen und vornehmlich die Wachstums- und Reifungsvorgänge zeitlich regeln. Die physiologischen Prozesse und morphologischen Veränderungen in den Gonaden, die mit dem Eintritt der Geschlechtsreife beginnen, in der Abgabe der Geschlechtszellen gipfeln und sich später in zeitlich vorbestimmtem Rhythmus wiederholen bis zum Tod des Individuums, sind als die eigentlichen primären Rassenmerkmale anzusehen. Ausgangspunkt ist hierbei die Annahme, daß die Laichzeit im Erbgut der Rasse verankert ist, daß also die Fortpflanzungskreise beider Saisonrassen vollkommen geschlossen sind und nicht ein Tier durch gewisse Umweltverhältnisse veranlaßt werden kann, seiner ererbten Rasseneigenschaft zuwider zu anderer Zeit zu laichen, von gewissen zeitlichen Schwankungen natürlich abgesehen. Es ist dies allerdings eine Annahme, deren Richtigkeit bewiesen werden muß. So ist das Individuum durch den Zeitpunkt seiner Geburt an einer bestimmten Stelle in den periodischen Ablauf der Jahreszeiten hineingestellt, von denen es zur Erfüllung seiner Geschlechtsfunktionen und beim Wachstum Impulse und Hemmungen erfährt. Wie diese den Reifungsprozeß gestalten und eine verschieden lange Reifezeit der Geschlechtsorgane bedingen, ist bereits ausführlich dargelegt worden.

In einem späteren Abschnitt wird das Wachstum der einzelnen Formen, dessen Rhythmus durch die Lage der Laichzeit im Jahresablauf gesteuert wird, erörtert werden. Alle Unterschiede in den Wachstumsvorgängen, zu denen auch die Ausbildung der Hartgebilde, besonders der für die Altersbestimmung wichtigen Schuppen und Otolithen gehört, möchte ich deshalb als Rassenmerkmale 2. Ordnung, als sekundär bezeichnen, da sie nicht eigentlich das Wesen einer Saisonrasse kennzeichnen, wenn sie auch in unmittelbarem Zusammenhang damit stehen. Beide Merkmalsgruppen sind deshalb einander ziemlich gleichwertig.

Da die Entwicklungsbedingungen für Ei und Jugendformen je nach der Jahreszeit, in der sie vorkommen, recht verschieden sein können — hierbei ist in erster Linie an die Wassertemperatur zu denken, aber auch andere vorwiegend physikalische Faktoren können eine Rolle spielen — muß man mit der Möglichkeit rechnen, daß auch an sich erheblich fixierte Merkmale durch den gestaltenden Einfluß der Umwelt innerhalb gewisser Grenzen modifiziert werden können. Dies mag vor allem für die variablen zähl- und meßbaren Merkmale gelten, denen man bei der Fischrassenforschung besonderen diagnostischen Wert zuerkennt. Da zwischen ihnen und der Laichzeit nur ein indirekter Zusammenhang vermutet werden kann und derartige rassische Unterschiede, sofern sie

wirklich erblich fixiert sein sollten, nicht zu den charakteristischen Wesenszügen einer Saisonrasse gehören, möchte ich ihnen in diesem Falle nur einen untergeordneten Wert zuerkennen und sie nicht den primären und sekundären Rassenmerkmalen gleichsetzen.

Bei der Erforschung der Fischrassen begegnet man immer aufs neue den Unzulänglichkeiten, die die Anwendung der statistischen Methode bei der Lösung biologischer Fragen mit sich bringt. Sofern hierbei geographische und ökologische Rassen vorliegen, muß man wohl die Problematik derartiger Untersuchungen in Kauf nehmen und gerade in den gleitenden Übergängen einer Rasse in die andere ein wesentliches Merkmal dieser Rassentypen erblicken. Anders ist es jedoch bei den Saisonrassen, für die bisher allerdings nur das Beispiel des Herings vorlag. Hier sind wir in der glücklichen Lage, neben einer Reihe quantitativer Merkmale einen qualitativen Unterschied zwischen den Rassen zu kennen, der ihr eigentliches Kriterium bildet, nämlich die Tatsache ihres Laichens zu dieser oder jener Jahreszeit. Das Eintreten bzw. Ausbleiben der Fortpflanzungstätigkeit zu einer bestimmten Zeit ist ein untrügliches Kennzeichen für die Rassenzugehörigkeit eines Individuums. Auch die bevorstehende oder vor kurzem erfolgte Laichabgabe ist leicht festzustellen. Schon schwieriger ist es, dieses Ereignis zeitlich festzulegen, wenn sich die Gonaden in frühen Reifungsstadien oder im Zustand der Regeneration befinden, da man über die Dauer der einzelnen Reifestadien im Zweifel sein kann. Bei jugendlichen Individuen ist dies Kriterium überhaupt nicht anwendbar. Alle diese Schwierigkeiten haben bisher die Erforschung der Saisonrassen des Herings sehr gehemmt.

Der Gedanke liegt nahe, ein Merkmal auszuwählen, das in direktem ursächlichen Zusammenhang mit der Laichzeit steht. Ein solches ist einmal die Körperlänge, die aber nur solange brauchbar ist, wie die Variationsbereiche der Abkömmlinge aus verschiedenen Laichzeiten sich nicht überschneiden. Dies gilt aber in der Regel nur für kurze Zeit, kaum für das ganze erste Lebensjahr. Man kann zwar auch an älteren Fischen in Annäherung die Länge feststellen, die sie am Ende der ersten Wachstumsperiode (bis zum Stillstand des Wachstums im Winter) erreicht haben, wenn man den Radius des 1. Jahresringes auf der Schuppe mißt. Diese Methode der l_1 -Bestimmung fußt auf der Erfahrung, daß das Schuppenwachstum dem Längenwachstum des Fisches annähernd parallel geht. Sie ist damit aber auch in ihren Ergebnissen davon abhängig, ob man die Rassenzugehörigkeit einjähriger Fische auf Grund der Längenmessungen ermitteln kann. Letzten Endes ist auch diese auf Messungen beruhende Methode eine statistische, und bei Überschneidungen der Variationsbereiche sind befriedigende Resultate nur bei einer größeren Zahl zu erwarten, da die Auswertung vorwiegend graphisch erfolgt. Hinzu kommt, daß der Schuppenradius nicht die Zeitspanne von der Laichzeit bis zum Ende der Wachstumsperiode wiedergibt, sondern nur von dem Zeitpunkt der Umwandlung der Larve zum Jungfisch, in welchem Stadium das Schuppenkleid angelegt wird. Die vorausgegangene Larvenzeit bleibt hier außer acht.

Demgegenüber ist der Otolith ein Hartgebilde, das bereits in frühestem Entwicklungsstadium angelegt wird und keinen direkten Einwirkungen von außen unterliegt. Da sich in seiner Struktur die Wachstumsperioden ebenfalls deutlich markieren, sollte er nicht nur zur Altersbestimmung, sondern auch zur Ermittlung der Geburtszeit brauchbar sein. Auch bei ihm muß die rassisch verschieden lange Dauer der 1. Wachstums-

periode zum mindesten in einer verschiedenen Größe, wenn nicht gar in einer unterschiedlichen Struktur, einen sichtbaren Niederschlag finden, da er jeweils unter verschiedenartigen äußeren Bedingungen und Wachstumsverhältnissen entstanden ist.

Die Richtigkeit dieser Erwägungen erhielt durch die Befunde an den Otolithen von *A. tobianus* ihre volle Bestätigung. Als ich im Frühjahr mit systematischen Untersuchungen von Fängen aus Nord- und Ostsee begann, fand ich bei den reifen und abgelaichten Exemplaren stets Otolithen eines bestimmten Typs (A), die von denen unreifer Tiere gleicher Größe deutlich zu unterscheiden waren (Typ B). Um über die Bedeutung dieser beiden Typen Klarheit zu erhalten, notierte ich bei den folgenden Proben stets Reifezustand und Otolithentyp der einzelnen Tiere. Mit fortschreitender Jahreszeit begannen nun die Individuen vom Typ B zu reifen, und im Spätsommer und Herbst lagen die Verhältnisse umgekehrt wie im Frühjahr: jetzt gehörten die Otolithen vom Typ A unreifen Tieren, die vom Typ B den reifen und abgelaichten Tieren an. Damit war der Beweis erbracht, daß jeder der beiden Otolithentypen für eine Saisonrasse eigentümlich ist; A ist den Frühjahrslaichern, B den Herbstlaichern zuzuordnen. Nunmehr war es nicht schwer, das Otolithenbild zu deuten und die charakteristischen Unterschiede in dem bereits dargelegten Sinne mit der verschiedenen Lage der Laichzeit in Zusammenhang zu bringen. Damit waren auch Rückschlüsse auf das Aussehen der Otolithen jugendlicher Tiere beider Rassen möglich, und für jeden Typ konnte eine vollständige Entwicklungsreihe aufgestellt werden. Die Brauchbarkeit der Otolithen als Rassenmerkmal wurde durch die Ergebnisse der Flossenstrahlen- und Wirbelzählungen erhärtet, über die in einem späteren Abschnitt berichtet wird.

Damit war ein für die erfolgreiche Durchführung der gestellten Aufgabe entscheidender Erfolg erzielt worden. Ein Merkmal war gefunden, das in unmittelbarer Beziehung zum entscheidenden Kennzeichen einer Saisonrasse, zur Laichzeit, steht und auch bei jugendlichen Tieren anwendbar ist. Da nicht nur die Größe des ersten Jahresringes wie bei dem Schuppenwert L_t , sondern das ganze Otolithenbild für jede Rasse charakteristisch ist, kann danach auf die Rassenzugehörigkeit des einzelnen Individuums geschlossen werden. Auch das weitere Wachstum, dessen Rhythmus durch die jahreszeitliche Lage der Geburtszeit induziert wird, kommt hierin zum Ausdruck. Dies bringt weitere große methodische Vorteile mit sich und hat Ergebnisse gezeitigt, die mit Wirbel- und Flossenstrahlenzählungen niemals hätten erreicht werden können.

Aus den gleichen Gründen ist auch *A. marinus* an den Besonderheiten des Otolithen leicht zu erkennen, was in Anbetracht der namentlich bei konserviertem Material schwierigen Unterscheidung beider Arten nach äußeren Merkmalen die Bestimmung sehr erleichtert. In Zweifelsfällen vermag sogar der Otolith den Ausschlag zu geben.

1. Die Struktur der Otolithen.

Hinsichtlich der Laichzeit und damit auch der Schlüpfzeit der Brut ordnen sich die Angehörigen des Formenkreises *A. tobianus* — *marinus* im Jahreslauf in folgender Reihe: *A. marinus* — *A. tobianus* Frühjahrslaicher — *A. tobianus* Herbstlaicher. Dieser Reihenfolge entspricht eine immer kürzer werdende Zeitspanne vom Schlüpfen bis zum Stillstand des Wachstums zu Beginn des 1. Winters. So ist am Ende dieser 1. Wachstumsperiode der Otolith der zu Beginn des Jahres geschlüpften Exemplare von *A. marinus*

am größten, derjenige der erst im Herbst erscheinenden Abkömmlinge von *A. tobianus* am kleinsten; der Otolith der im Frühjahr geborenen *A. tobianus* nimmt eine Zwischenstellung ein.

Die Wachstumsintensität ist in der 2. Wachstumsperiode um so stärker, je später die Fortpflanzungsfähigkeit eintritt. Diese wird im allgemeinen am Ende des 2. Lebensjahres erreicht. Bei *A. marinus*, für den sich Lebensjahr und Wachstumsperiode decken, ist sie bereits gegenüber dem ersten Jahre eingeschränkt, was in einem verhältnismäßig schmalen Zuwachsring zum Ausdruck kommt (die Breiten des 1. und 2. Jahresringes verhalten sich etwa wie 2:1, vgl. Abb. 15a). Auch für die Frühjahrslaicher von *A. tobianus* fallen praktisch Lebensjahre und Wachstumsperioden zusammen, da nach dem Stillstand im Winter das neue Wachstum erst in den Frühjahrsmonaten einsetzt, also gerade bei Abschluß eines Lebensjahres. Infolge der einige Monate später liegenden Laichzeit ist jedoch die 2. Wachstumszone des Otolithen breiter als bei *marinus*, und die Breiten der beiden Jahresringe verhalten sich etwa wie 1:1 (Abb. 15b), entsprechend einer im Durchschnitt gleichgroßen Längenzunahme der Tiere während des 1. und 2. Lebensjahres.

Bei den Herbstlaichern von *A. tobianus* teilen Wachstumsperiode und Lebensjahr den Lebensablauf in ganz verschiedene Abschnitte ein, denn das Ende eines Lebensjahres liegt mitten in einer Wachstumsperiode. Diese Form entfaltet in der 2. Wachstumsperiode die größte Intensität des Wachstums, und demgemäß verhalten sich die entsprechenden Zonen am Otolithen etwa wie 1:2 (Abb. 15d). Die Herbstlaicher werden erst im Verlauf der 3. Wachstumsperiode fortpflanzungsfähig, und der Otolith setzt bis dahin noch eine 3. Zone an, die wiederum schmaler ist. Die beiden anderen Formen zeigen in der während bzw. nach der Laichzeit beginnenden 3. Wachstumsperiode nur noch geringe Längenzunahme und einen schmalen, oft wenig ausgeprägten 3. Jahresring.

Zu diesen unterschiedlichen Breiten der Wachstumszonen am Otolithen kommen nun noch weitere Merkmale, die ihren Aufbau aus opaken und hyalinen Elementen betreffen. Alle zusammen geben dem Otolithen ein so charakteristisches Gepräge, daß er oft auf den ersten Blick die Art- bzw. Rassenzugehörigkeit seines Trägers verrät. Die nebenstehenden Abbildungen nach photographischen Aufnahmen in hellem Auflicht auf dunklem Untergrund sollen dies veranschaulichen. Es empfiehlt sich stets, die Otolithen in dieser allgemein üblichen Weise zu betrachten.

A. marinus (Abb. 16): Der Otolith ist ziemlich dick, am vorderen Ende etwas verjüngt und erscheint auf den ersten Blick überwiegend opak (im auffallenden Licht weiß). Zuweilen ist in dem großen weißen Feld ein dunklerer Kern zu bemerken. Bei einjährigen Tieren schließt er mit einer schmalen hyalinen (dunklen) Zone ab, um die sich bei zweijährigen Exemplaren ein schmaler Ring aus opaker und hyaliner Substanz legt.

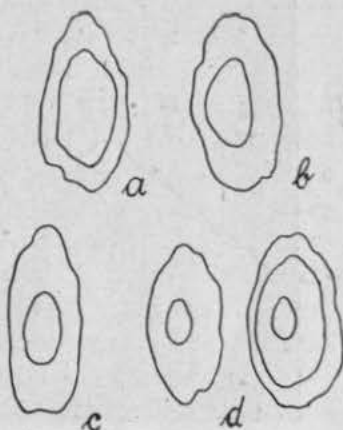


Abb. 15. Wachstumszonen an den Otolithen der *Ammodytes*-Arten, schematisch.

- a) *A. marinus*,
- b) *A. tobianus* Frühjahrslaicher,
- c) *A. lanceolatus*
- d) *A. tobianus* Herbstlaicher.

A. tobianus Frühjahrslaicher (Abb. 17). Der Otolith ist meist sehr klar gezeichnet und läßt opake und hyaline Zonen gut erkennen. Er ist oft ziemlich dünn und flach und am Rande mehrfach ausgebuchtet. Den kleinen opaken Kern umgibt eine breite hyaline Zone, auf die bei zweijährigen Tieren ein schmaler weißer Ring folgt, der in eine breite hyaline Randzone übergeht. Häufig sind Sekundärringe angedeutet, die opake Substanz kann aber auch stellenweise ganz zurücktreten.

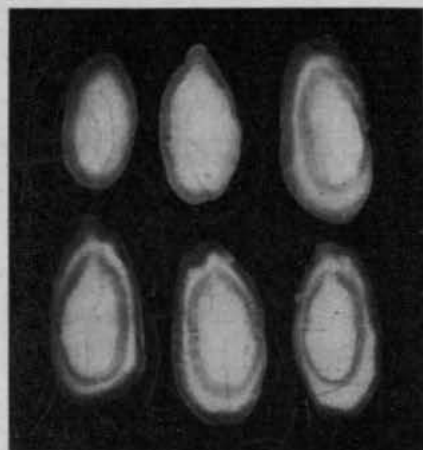


Abb. 16. Otolithen von *Ammodytes marinus*, Ostsee. Vergr. 10fach.

Obere Reihe: 11 und 12 cm juv., 1 Wachstumszone (Mai), 18 cm reif, 3 Wachstumszonen (Nov.).
Untere Reihe: 3 × 16 cm, reif, 2 Wachstumszonen (Nov.).

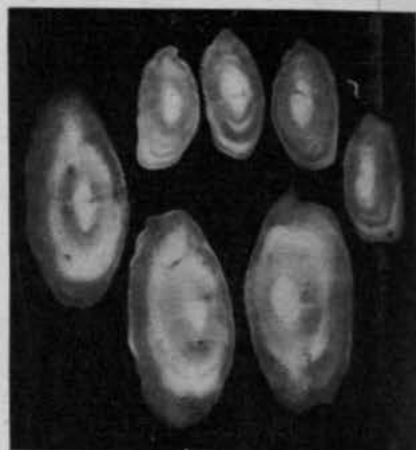


Abb. 17. Otolithen von *Ammodytes tobianus* Frühjahrslaicher, Ostsee. Vergr. 10fach.

4 × 9 cm juv. 1 Wachstumszone, 2, begonnen (Juni),
3 × 15–16 cm abgelaicht, 2 Wachstumszonen (Mai).

A. tobianus Herbstlaicher (Abb. 18): Der Otolith ist nicht durchscheinend wie derjenige des Frühjahrslaichers, sondern ähnlich dem von *A. marinus* vorwiegend opak und hat wie dieser ein sehr breites weißes Innenfeld, das bei näherer Betrachtung einen durch einen dunkleren Ring abgegrenzten weißen Kern erkennen läßt. Dieser Kern ist in der 1. Wachstumsperiode gebildet, die ja nur kurz währt. Daran setzt mit Beginn des Frühljahrs das Wachstum [durch Bildung einer breiten weißen Zone ein, die oft sekundär durch dunklere Ringe aufgespalten ist und allmählich in den hyalinen Herbst-ring übergeht. In der 3. Wachstumsperiode kommt es zur Bildung eines schmalen weißen und eines breiteren hyalinen Ringes. Der kleine Otolith der Jungfische im ersten Frühjahr ist opak und besitzt nur andeutungsweise einen hyalinen Rand, er stimmt in Größe und Aussehen völlig mit dem weißen Kern inmitten des großen weißen Mittelfeldes bei Otolithen älterer Tiere überein.

In dieser Übersicht soll auch die 3. der heimischen *Ammodytes*-Arten, *A. lanceolatus*, nicht fehlen, wenn man zu ihrer Bestimmung auch kaum den Otolithen zu Rate ziehen wird, da die Art zuverlässige äußere Merkmale besitzt. Der Otolith ist von schlanker Gestalt, am hinteren Ende stumpf, vorn ziemlich spitz (Abb. 19). Die opaken und hyalinen Zonen sind meist deutlich ausgebildet. Da die Laichzeit zwischen den Fortpflanzungszeiten der

tobianus-Rassen liegt, nimmt der Otolith hinsichtlich der Größe des 1. Jahresringes eine Zwischenstellung ein. Die Längenzunahme ist während der 2. Wachstumsperiode am größten, und dementsprechend verhalten sich die Breiten der 1. und 2. Wachstumszone etwa wie 2:3 (Abb. 15c). Auch der 3. Jahresring markiert sich bei den 3jährigen Tieren deutlich, da das Wachstum noch beträchtlich ist.



Abb. 18. Otolithen von *Ammodytes tobianus* Herbstlaicher, Ostsee. Vergr. 10fach.

Obere Reihe: 2 × 5 cm juv., 1 Wachstumszone (Mai),

2 × 11 cm juv., 2 Wachstumszonen (Mai),

Untere Reihe: 2 × 15 cm reif, 3 Wachstumszonen (August),

17 cm reif, 4 Wachstumszonen (August).



Abb. 19. Otolithen von *Ammodytes lanceolatus* Ostsee. Vergr. 10fach.

8 cm juv., 1 Wachstumszone (Mai),

12 cm juv., 2 Wachstumszonen (Mai),

19 cm reif, 3 Wachstumszonen (Mai).

2. Vergleich zwischen Otolith und Schuppe.

Die besonderen Vorzüge des Otolithen als Ausweis der Geburtszeit werden deutlich, wenn man zum Vergleich auch die Schuppe auf ihre Eignung hierfür prüft. Ihr cranialer, in der Schuppentasche verborgener Teil läßt bei großen Tieren unschwer Jahresringe erkennen, die ähnlich wie bei den Gadiden durch die regelmäßige Folge breiter und schmäler Skleriten gebildet werden. Der Beginn einer Wachstumsperiode im Frühjahr ist durch plötzliche Verbreiterung der Skleriten markiert, während die im Herbst eintretende Verengung allmählich und oft unregelmäßig erfolgt. Ist somit an der jahreszeitlichen Gebundenheit der so hervorgerufenen Zonen kein Zweifel, so bedarf es doch eines eingehenden Studiums, um festzustellen, in welcher Weise sich die erste Wachstumsperiode auf der Schuppe abbildet. Sie umfaßt ja nicht wie die späteren ein volles Jahr, sondern nur jeweils einen bestimmten Teil des Jahres von der Laichzeit bis zum Winter. Und auch dieser steht nicht vollständig für das Wachstum der Schuppe zur Verfügung, da er um die Zeitspanne gekürzt ist, während der die Larve zum Jungfisch heranwächst, wird doch das Schuppenkleid erst bei einer Länge von 5–6 cm angelegt. Die 1. Wachstumszone wird also bei der Schuppe um einen entsprechenden Betrag kleiner ausfallen als beim Otolith. Wie diesen betrachten wir auch das Schuppenbild am Ende der 2. Wachstumsperiode.

Die Schuppen von *A. marinus* (Abb. 20) lassen sehr klar zwei vollständige Jahresringe erkennen. Ihre Anlage erfolgt so frühzeitig (Frühjahr), daß auch in der 1. Wachstumszone zuerst breite und später schmale Skleriten ausgebildet werden können.

Ähnlich sind auch die Schuppen der Frühjahrslachse von *A. tobianus* gebaut (Abb. 21). Die Unterschiede in der Breite der Skleriten sind nicht groß, die Übergänge

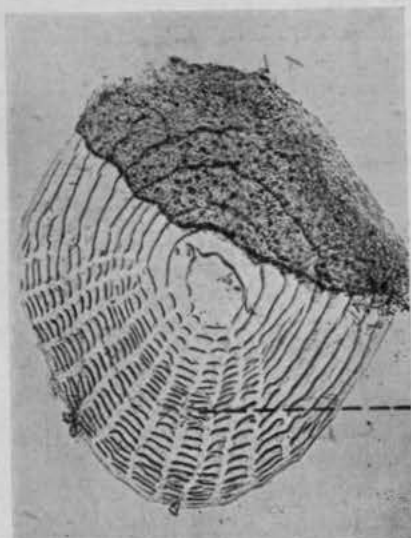


Abb. 20. Schuppe von *Ammodytes marinus*, Ostsee. Vergr. 50fach. 16 cm reif, 2 Wachstumszonen (November).

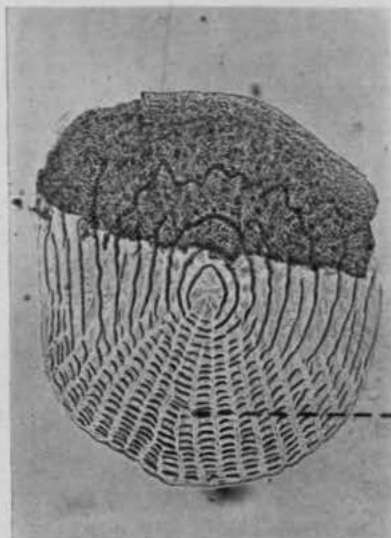


Abb. 21. Schuppe von *Ammodytes tobianus* Frühjahrslachse, Ostsee. Vergr. 50fach. 13 cm abgelaicht, 2 Wachstumszonen (Mai).

sind unregelmäßig, und die beiden Zonen sind deshalb weniger deutlich voneinander abgesetzt.

Bei *A. lanceolatus* (Abb. 22) beginnt die Anlage der Schuppen erst frühestens Ende des Sommers, die 1. Zone ist deshalb stark reduziert und auf wenige Skleritenreihen beschränkt, die sich dem großen Zentralfeld anlegen. Um so breiter ist der folgende Jahresring, und bei älteren Tieren sind noch weitere Ringe zu bemerken.

Am Ende dieser Reihe stehen die Schuppen der Herbstlachse von *A. tobianus*. Ihre Jungen schlüpfen so spät im Jahre, daß sie erst zu Beginn des folgenden Frühjahrs in das Stadium der Schuppenbildung eintreten. Deshalb tragen die Schuppen am Ende der 2. Wachstumsperiode überhaupt nur einen einzigen, allerdings sehr breiten Jahresring (Abb. 23). Er beginnt im Zentrum mit breiten Skleriten, die nach dem Rande zu in schmale übergehen. Dieser 1. Jahresring ist, wie aus dieser Darstellung hervorgeht, nicht der 1. Wachstumszone der anderen drei Formen gleichzusetzen, sondern der 2. Zone. Die Schuppe verheimlicht die kurze Zeitspanne vom Schlüpfen bis zum 1. Winter, im Otolith bildet sie sich ab. Mit seiner Hilfe kann der Träger seiner Geburtszeit gemäß richtig in den Ablauf eines Jahres eingeordnet werden, was an Hand des Schuppenbildes nicht geschehen kann. Danach müßte diese Form noch vor *A. marinus* die Reihe eröffnen. Die so erhaltene Gruppierung entspricht aber nicht der Lage der Laichzeit im Jahresablauf, sondern gibt den Zeitpunkt der Schuppenbildung wieder.

Wenn die Art- bzw. Rassenzugehörigkeit eines Exemplars bekannt ist und die Wachstumszonen bestimmt sind, kann auch das Alter angegeben werden. Für die Einteilung des Lebensablaufes sind jedoch die Lebensjahre wenig geeignet, es sei denn, daß man dabei besonders die Vollendung des 2. Lebensjahres in Betracht zieht, das einen wichtigen Lebensabschnitt beschließt, da an seinem Ende im allgemeinen die Fortpflanzungsfähig-



1. Zone

Abb. 22. Schuppe von *Ammodytes lanceolatus*, Ostsee. Vergr. 50fach.
16 cm reif, 2 Wachstumszonen (Mai).



1. Zone

Abb. 23. Schuppe von *Ammodytes tobianus* Herbstlaicher, Ostsee. Vergr. 50fach.
13 cm juv., 1 Wachstumszone (Mai).
(Am Rande Beginn einer neuen Zone.)



keit erreicht wird. Auch die Aufstellung von Altersgruppen, die man nach C. G. J. PETERSEN (1893) nach der Zahl der vollendeten Lebensjahre bezeichnet, stößt auf große Schwierigkeiten, da man für jede Art und Rasse entsprechend der Laichzeit einen anderen Stichtag wählen müßte. Deshalb ist es am natürlichsten und einfachsten, den Verlauf des Wachstums durch den im Winter erfolgenden Stillstand in Wachstumsperioden zu gliedern, in die eine jede Art und Rasse an bestimmter Stelle durch die Laichzeit eingeordnet ist.

Die Sicherheit, mit der die Rassen von *A. tobianus* mittels der Otolithen unterschieden werden können, ist recht groß. Man stößt zuweilen wohl auf ein Exemplar, bei dem man im Zweifel sein mag, aber solche Fälle sind selten. Die Bestimmung wird erleichtert, wenn man zum Vergleich Otolithen der anderen Rasse aus dem gleichen Untersuchungsgebiet heranziehen kann. Natürlich erfordert das Auffinden der kleinen 1. Wachstumszone am Otolith der Herbstlaicher eine aufmerksame Betrachtung, am besten mit einem Binokular bei schwacher Vergrößerung (10fach). Bis auf diesen Sonderfall sind aber die beiden ersten Wachstumszonen im allgemeinen gut zu lesen, spätere Jahresringe sind häufig weniger deutlich gezeichnet. Aber durch den Vergleich mit anderen Exemplaren gleicher Größe gelangt man fast immer zu befriedigenden Ergebnissen.

Bereits G. GOTTBERG (1910) fand die Otolithen der *Ammodytes*-Arten für Altersbestimmungen sehr geeignet. Er fügt einige Abbildungen von Otolithen bei, die Exemplaren von „*A. tobianus*“ verschiedener Größe entnommen sind. Die ziemlich schematisch ausgeführten Zeichnungen legen die Vermutung nahe, daß es sich hierbei zumeist um *A. marinus* handelt. Bei seinen Altersuntersuchungen am kleinen Sandaal der Samlandküste hat KL. BAHR (1935) Otolithen und Schuppen herangezogen, den letzteren dabei aber den Vorzug gegeben. Er fand auf den Schuppen „Wachstumsstufen“ markiert, die ihm zur Altersbestimmung geeigneter erschienen als die durch verschiedene Breite der Skleriten hervorgerufenen Jahresringe. Nach diesen Stufen teilt er das Schuppenfeld in Wachstumszonen auf, deren Zahl dem Alter des Tieres entsprechen soll, da ihre Anlage bei ein und demselben Individuum zu annähernd derselben Jahreszeit erfolge, wenn sie auch jahreszeitlich wenig gebunden sei. Die wiedergegebenen photographischen Aufnahmen von Schuppen und angeschliffenen Otolithen vermögen mich aber nicht zu überzeugen, daß diese Wachstumszonen in allen Fällen mit dem an den Jahresringen der Schuppen ablesbaren Alter übereinstimmen. Diese werden dadurch zuweilen zu Unrecht in zwei Stufen aufgeteilt, so daß das Alter zu hoch gefunden wird. Auch bei der Zählung der Wachstumszonen der Otolithen sind manchmal Sekundärringe als solche gewertet worden. So ist wohl KL. BAHRs Beobachtung zu erklären, daß der Otolith häufig auch außerhalb der Frühjahr- und Sommermonate mit einer schmalen opaken Zone abschließe. Die Otolithenaufnahmen lassen klar erkennen, daß KL. BAHR die beiden Rassen von *A. tobianus* vorgelegen haben. Manche Bilder geben in vortrefflicher Weise die zwei geschilderten Otolithentypen wieder, wobei zu berücksichtigen ist, daß sie in durchfallendem Licht aufgenommen worden sind. So gehört, um nur zwei Beispiele zu nennen, der auf Abb. 7 (Tafel II) dargestellte Otolith einem zweijährigen Herbstlaicher an; die mit *c* bezeichnete Andeutung einer opaken Zone am Rande ist wohl eine Sekundärbildung. Auch die zugehörige Schuppe (Abb. 8) trägt zwei deutliche Jahresringe, von denen der letzte noch nicht abgeschlossen ist, da der Fisch im August gefangen wurde. Der breite 1. Jahresring ist von KL. BAHR in zwei Wachstumsstufen zerlegt worden, wobei er ausdrücklich betont, daß das Ende der ersten Stufe besonders gut ausgeprägt sei, da die konzentrischen Ringe deutlich an Breite abnehmen. Es ist dies aber die bekannte Abnahme der Skleritenbreite beim Übergang vom Sommer zum Herbst. Der Otolith auf Abb. 9 (Tafel III) stammt von einem Frühjahrslaicher, der im Oktober im Alter von $1\frac{1}{2}$ Jahren gefangen wurde, denn er weist zwei Wachstumszonen auf (die mit *a* bezeichnete opake Einlagerung ist wohl das Teilstück eines Sekundärringes). Die zugehörige Schuppe (Abb. 10) zeigt ebenfalls zwei Jahresringe, von denen der äußere sehr breit ist und aus anfangs breiten, später enger werdenden Skleriten besteht. Auch er ist zu Unrecht in zwei Wachstumsstufen aufgeteilt worden, deren Trennung wiederum am Übergang der breiten zu den engen Skleriten vorgenommen wird. Der 1. Jahresring besteht nur aus wenigen Reihen sich rasch verschmälernder Skleriten. Beide Tiere werden von KL. BAHR der II-Gruppe zugerechnet, was nur für den Herbstlaicher zutrifft, da das andere Tier $\frac{1}{2}$ Jahr später als jenes geboren ist. Wenn man aber die Gruppenbezeichnung nicht in dem strengen Sinne wertet, sondern als abgerundete Altersangabe, daß z. B. in dem vorliegenden Falle die beiden Fische ± 2 Jahre alt sind, so sind die Angaben von KL. BAHR im allgemeinen wohl zutreffend. Die graphische Darstellung der Längenverteilung eines Fanges stimmt mit

der dazugegebenen Alterszusammensetzung gut überein, nach der die Probe vor allem 1—2jährige Tiere enthielt.

Es ist begreiflich, daß das Alter eines Fisches gar nicht genau angegeben werden kann, wenn man die Geburtszeit nicht kennt, sondern annehmen muß, diese liege in der weiten Zeitspanne vom Frühjahr bis zum Herbst. Erst die Aufklärung der Laichzeiten des Formenkreises *A. tobianus* — *marinus* brachte hierfür den notwendigen Ausgangspunkt.

VI. Das Wachstum.

Durch die Möglichkeit, die Rassenzugehörigkeit jedes einzelnen Exemplars von *A. tobianus* am Otolith abzulesen und diesen auch zur raschen Bestimmung von *A. marinus* zu benutzen, waren die Voraussetzungen geschaffen, den Wachstumsverlauf der drei Formen getrennt zu verfolgen. Das gleiche Ziel wurde auch für *A. lanceolatus* angestrebt. Allerdings konnten nicht an allen Größen- und Altersstadien Messungen in genügend großem Umfang angestellt werden. Der Fang einer größeren Zahl Sandaale bei der wissenschaftlichen Fischerei, selbst mit sehr engmaschigen Geräten, ist stets ein Zufall, und systematische Untersuchungen über ihr Vorkommen wurden nicht ausgeführt. Bei der Beschaffung von Fangproben der Fischer, die diese Fische als Angelbesteck verwenden, ist man wiederum von anderen Zufälligkeiten abhängig, die nicht zu übersehen sind. Bei diesen schlanken, sehr wendigen und vorzüglich schwimmenden Fischchen spielen die Beschaffenheit des Netzes, Bodengrund, Tageszeit, Witterung u. a. für den Fang eine große Rolle. Wir wissen vor allem nicht, nach welchen Gesetzmäßigkeiten sich diese Schwarmfische zusammenschließen, welche Faktoren ihre Wanderungen regeln, die sie in die Netze der Fischer führen, und wie sich die verschiedenen Größengruppen dabei verhalten. In den Fängen herrscht oft eine bestimmte Größengruppe vor, wobei es aber zweifelhaft sein kann, ob diese die mittlere Länge der betreffenden Altersklasse richtig wiedergibt. Diese Dinge liegen bei pelagischen Fischen gewiß schwieriger als bei den trägeren Grundfischen, über deren Bestandsverhältnisse man leichter ein Bild gewinnen kann.

a) *Ammodytes marinus*.

Als Ausgangspunkt der Betrachtungen mögen für die Wachstumsverhältnisse in der Ostsee die Fänge im Bornholmbecken Ende März 1938 (Tabelle 9, S. 74–75) dienen. Sie bestanden zum größten Teil aus Übergangsformen zum Jungfisch. Ihre mittlere Länge betrug 2,8 cm, die größten Exemplare maßen 5–6 cm. Aus den Sommer- und Herbstmonaten liegen nur vereinzelte Funde von 6–10 cm großen Jungfischen vor. Es sind dies Zufallsfänge, da sich diese Stadien wohl auf offener See in höheren Wasserschichten aufhalten und mit den gebräuchlichen Geräten schwer zu fangen sind. Deshalb fehlen genaue Unterlagen für die Durchschnittsgröße, die bis zum Ende der 1. Wachstumsperiode erreicht wird, die zugleich das 1. Lebensjahr darstellt. Mit Beginn des 2. Lebensjahres, wohl angelockt durch die zunehmende Erwärmung des Wassers, gelangen die Jungfische in das Küstengebiet. Ich habe sie bei Plattfischuntersuchungen in der Pommerschen Bucht und vor der Küste Hinterpommerns auf Tiefen von 10–40 m öfters gefangen. Daß wir über ihre Verbreitung nicht besser unterrichtet sind, hat seine Hauptursache in

dem Umstand, daß die Sandaale von den Fischern am Strand mit dem Zuggarn in genügender Menge gefangen werden. Es besteht im allgemeinen kein Bedürfnis, ihnen weiter draußen auf See nachzustellen. Soweit mir bekannt ist, wird lediglich von Kolberg aus in 5–8 Seemeilen Abstand von Land auf einem „Kessel“ bezeichneten Platz mit 15–20 m Wassertiefe im Sommer und Herbst mittels engmaschiger Schleppnetze, deren Sack aus grobem Zeug besteht, auf Sandaale gefischt. Die recht erheblichen Fänge bestehen fast nur aus *A. marinus*. Ich glaube nicht, daß es sich hierbei um einen Einzelfall handelt, wahrscheinlich befinden sich längs der Küste der Ostsee mehrfach solche bevorzugte Aufenthaltsorte.

Tabelle 17.
Ammodytes marinus,
Länge in der 2.–3. Wachstumsperiode.

| | Anzahl | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 cm | Mittlere Länge cm |
|------------------------|--------|----|-----|-----|----|----|----|----|----|----|----|-------|-------------------------|
| Ostsee, insgesamt | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 48 | 1 | 1 | 8 | 5 | 11 | 15 | 6 | 1 | — | — | — | |
| Juli/November . . . | 767 | 80 | 335 | 210 | 59 | 28 | 14 | 21 | 17 | 3 | — | — | |
| 2. Wachstumsperiode | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 5 | 1 | 1 | 3 | — | — | — | — | — | — | — | — | |
| Juli/August | 372 | 4 | 133 | 164 | 52 | 16 | 3 | — | — | — | — | — | 12,3 |
| Oktober/November . | 354 | 76 | 202 | 46 | 7 | 9 | 9 | 5 | — | — | — | — | 11,7 |
| 3. Wachstumsperiode | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 43 | — | — | 5 | 5 | 11 | 15 | 6 | 1 | — | — | — | 14,8 |
| Juli/August | 31 | — | — | — | — | 3 | 2 | 11 | 12 | 3 | — | — | 16,8 |
| Oktober/November . | 10 | — | — | — | — | — | — | 5 | 5 | — | — | — | 17,0 |
| Nordsee, insgesamt . . | 91 | — | — | 3 | 2 | 5 | 3 | 10 | 20 | 31 | 13 | 4 | |

Der Fangplatz bei Kolberg lieferte weitaus das meiste Material für die Wachstumsuntersuchungen. Drei Fangproben im Juli, August und Oktober 1936 enthielten vorwiegend Fische, die im 2. Lebensjahr standen. Sonderbar ist, daß ihre mittlere Länge mit fortschreitender Jahreszeit nicht zunahm, sie ging vielmehr etwas zurück, von 12,3 cm im Juli auf 11,7 cm im Oktober. Die Ursache hierfür ist wohl in erster Linie in der ausgedehnten Laichzeit zu suchen, derzufolge bereits die Länge der Jungbrut innerhalb eines großen Spielraumes variiert. Die größeren Exemplare werden ständig weggefangen und die kleineren wachsen nach. Andererseits verrät der Otolith, daß das Längenwachstum im 2. Lebensjahr nicht mehr erheblich ist, es wird im Sommer bei Beginn der Reifung offenbar sehr eingeschränkt, da nunmehr die Nahrungszufuhr zum größten Teil für die Entwicklung der Geschlechtsorgane verwendet wird. Eine Anzahl laichreifer Tiere, die im Herbst bei Fischereiversuchen mit einer Garnelenkurre gefangen wurden, hatten bei einem Alter von 2 Jahren Längen von 14–16 cm. Dem entspricht im Mai/Juni eine Häufung bei 15 cm. Um diese Mittelwerte gruppieren sich die dem 3. Jahrgang angehörnden Exemplare. Die mittlere Länge beträgt zu Beginn dieser 3. Wachstumsperiode 14 bis 15 cm und nimmt bis zum Sommer auf 16–17 cm zu. 18 cm ist die beobachtete größte Länge.

Von den insgesamt 815 *A. marinus*, die auf ihr Alter geprüft wurden, standen 731 = 90% im 2. und nur 84 = 10% im 3. Lebensjahr. Diese bemerkenswerte Feststellung wird später im Zusammenhang mit ähnlichen Befunden bei den anderen Arten noch eingehend gewürdigt werden.

Auch in der Nordsee fehlen über das Wachstum während des 1. Lebensjahres eingehende Beobachtungen. Ende April haben erst ganz wenige Exemplare der jungen Brut 4 cm Länge erreicht (vgl. Tabelle 14, S. 87). Andererseits wurden noch im Januar und Februar in der südlichen Nordsee mit dem Knüppelnetz einzelne Jungfische von 6–8,5 cm Größe gefangen, gewiß sehr verspätete und im Wachstum zurückgebliebene Nachzügler der vorjährigen Brut.

Die Zahl der bisher aus der Umgebung Helgolands erhaltenen Tiere ist nicht groß. Sie sind in der Mehrzahl zweijährig, unter den größten Exemplaren befinden sich auch einige dreijährige. Das Wachstum schreitet rascher vorwärts als in der Ostsee. Die wenigen einjährigen Tiere gruppieren sich um 14 cm; 17–18 cm sind die häufigsten Längen der zweijährigen, eine Größe, die in der Ostsee erst im Verlauf des 3. Lebensjahres erreicht wird. Damit hängt wohl auch die größere Endlänge der Nordseetiere (20 cm) zusammen.

b) *Ammodytes tobianus* Frühjahrslaicher.

Um die Übersicht zu vereinfachen, sind wiederum die Fänge aus der westlichen Ostsee und den pommerschen Gewässern jahreszeitlich zu drei Gruppen zusammengekommen.

Tabelle 18. *Ammodytes tobianus* Frühjahrslaicher,
Länge in der 1.–3. Wachstumsperiode.

| | Anzahl | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 cm | Mittl. Länge cm |
|--|--------|---|----|-----|-----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|----|-------|-----------------|
| Westl. Ostsee, Pommern insgesamt | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 222 | — | — | 9 | 36 | 39 | 7 | 1 | 2 | 12 | 48 | 44 | 17 | 3 | 4 | — | |
| Juli/August | 99 | — | — | — | — | — | 7 | 28 | 39 | 7 | 2 | 3 | 3 | 7 | 3 | — | |
| September/Oktober | 566 | 2 | 41 | 103 | 124 | 71 | 14 | 2 | 14 | 48 | 73 | 49 | 16 | 6 | 3 | — | |
| 1. Wachstumsperiode September | 355 | 2 | 41 | 103 | 124 | 71 | 14 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 8,2 |
| 2. Wachstumsperiode | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Juni | 91 | — | — | 9 | 36 | 39 | 7 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 9,0 |
| Juli/August | 82 | — | — | — | — | — | 7 | 28 | 39 | 7 | 1 | — | — | — | — | — | 12,1 |
| September/Oktober | 205 | — | — | — | — | — | — | 2 | 14 | 48 | 73 | 49 | 16 | 3 | — | — | 14,5 |
| 3. Wachstumsperiode | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 127 | — | — | — | — | — | — | 1 | 2 | 12 | 48 | 44 | 17 | 3 | — | — | 15,0 |
| Juli/August | 17 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 3 | 3 | 7 | 3 | — | 17,0 |
| September/Mai . . . | 10 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 3 | 7 | — | 17,7 |
| Ostpreußen | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Juni/Juli | 195 | — | — | — | — | 15 | 10 | 4 | 19 | 76 | 58 | 20 | 4 | 3 | 1 | — | |
| Nordsee, Elbmündung | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| November/Juni . . . | 705 | — | — | — | 1 | — | — | — | 2 | 29 | 97 | 193 | 214 | 131 | 37 | 1 | |

Die Messungsreihen weisen zwei ausgeprägte, weit auseinanderliegende Häufungswerte auf, die offensichtlich den beiden ersten Jahrgängen zugehören. Die Otolithenanalyse bestätigt dies. Das 1. Maximum liegt im Frühjahr und im Herbst in guter Übereinstimmung bei 8–9 bzw. 7–8 cm, das 2. bei 14–15 bzw. 14 cm. Ihre Verschiebung auf 12 bzw. 17 cm im Sommer zeigt sehr schön das Wachstum der beiden Altersklassen an. Danach stellt sich der Wachstumsverlauf folgendermaßen dar: Die Frühjahrsbrut von *A. tobianus* wächst während des Sommers rasch heran. Ende Juli haben die größeren Exemplare eine Länge von 3–4 cm erreicht. In den Herbstmonaten sieht man oft Jungfischschwärme dieser Rasse in Strandnähe sich tummeln. Unter ihnen sind die Längen von 7–9 cm am häufigsten vertreten, wie Fangproben von Schleimünde, Travemünde und Swinemünde im September ergaben. Bis zum Frühjahr des folgenden Jahres erhöht sich die Durchschnittsgröße noch um ein geringes auf 9 cm. In der 2. Wachstumsperiode schreitet das Wachstum rasch voran, im Sommer wurden 12,1 cm, im Herbst 14,5 cm als mittlere Längen festgestellt. Nunmehr werden die Fische fortpflanzungsfähig und laichen im Frühjahr darauf. Während der 3. Wachstumsperiode nimmt die Länge noch um 2–3 cm zu. Wiederum ist 18 cm die in der Ostsee beobachtete größte Länge.

Für diese Rasse schließt das Lebensjahr mit dem Frühjahr (Mai) ab, was bei der Altersbestimmung berücksichtigt werden muß. Danach befanden sich $\frac{2}{3}$ der untersuchten Tiere noch im 1. Lebensjahr. Von den übrig bleibenden 532 Individuen entfallen 398 = 75% auf das 2. und 134 = 25% auf das 3. Lebensjahr, von denen die Mehrzahl allerdings erst an seinem Beginn (Juni) stand.

Die Fangproben von der ostpreußischen Küste aus dem Frühsommer haben gegenüber denen von Pommern eine abweichende Größenzusammensetzung, weshalb es vorgezogen wurde, sie gesondert zu behandeln. Die einjährigen Fische treten bei den Längen 9–10 cm in Erscheinung, die starke Häufung bei 13 cm wird von den zweijährigen Fischen verursacht, die in der Mehrzahl sind und deren Durchschnittsgröße um etwa 1 cm niedriger ist als in Pommern.

Für die Nordsee konnten die von der Elbmündung stammenden Fänge aus den Monaten November und April–Juni ohne Bedenken zusammengetan werden, da die Messungsreihen der zweijährigen Tiere, die fast allein hieran beteiligt sind, keine merkliche Verschiebung zeigen. Nur als zufälliger Beifang fand sich im November ein Exemplar der O-Gruppe, 8 cm groß. Die häufigsten Längen der zweijährigen Fische betragen 16–17 cm, d. s. 2–3 cm mehr als in der Ostsee. Unter den größten Tieren sind auch einige ältere vorhanden.

Wie einleitend erwähnt, waren die Fische aus dem Beifang der Krabbenfischerei ausgesucht und mir zugesandt worden. Auf die Größensortierung der Proben haben naturgemäß sowohl das hierbei verwandte Gerät (Krabbenkurre) wie auch die Lage der Fangplätze maßgebenden Einfluß. Diesen Verhältnissen näher nachzugehen, liegt außerhalb des Rahmens dieser Untersuchungen.

c) *Ammodytes tobianus* Herbstlaicher.

Nichts könnte wohl besser die Zuverlässigkeit der Otolithen bei der Rassentrennung beweisen als die Meßreihen, die dabei für die beiden Rassen gewonnen wurden. Bei der Zusammenstellung der in den Fängen aus der westlichen Ostsee und Pommern er-

haltenen Herbstlaichern ergeben sich wiederum bei bestimmten Längenwerten Häufungen, die allein schon den Wachstumsverlauf der Altersklassen kennzeichnen, so daß die Otolithen nur die Bestätigung zu liefern brauchten.

Im Frühjahr treten Maxima bei 11 und 16 cm hervor, dazu kommen noch einige Jungfische um 5 cm, womit die ersten drei Jahrgänge in ihren Hauptlängen gekennzeichnet sind. Im Sommer sind die Häufungswerte um einige cm nach rechts verschoben, und im Herbst gelangen sie wieder nahezu zur Deckung mit denen vom Frühjahr.

Auch im Frühjahr sammeln sich in Strandnähe Schwärme junger Sandaale, die noch erheblich kleiner sind als die im Herbst. Man findet sie als zufälligen Beifang in Strandwadenfängen, in größerer Zahl kann man sie aus den Mägen frisch gefangener Exemplare von *A. lanceolatus* herausholen, in denen ich bis zu 6 Stück fand. Diese Fischchen, die im Mai 4—5 cm maßen, stammen von der letzten Herbstlaichzeit. Sie wachsen sehr schnell heran und erreichen bis zum Ende des Jahres, das ihre 2. Wachstumsperiode darstellt, eine Durchschnittslänge von 12 cm. Im Herbst des folgenden Jahres gelangen sie zum

Tabelle 19.
Ammodytes tobianus, Herbstlaicher.
Länge in der 2.—4. Wachstumsperiode.

| | Anzahl | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 cm | Mittl. Länge cm |
|-------------------------|--------|----|----|----|-----|-----|-----|----|----|-----|-----|-----|----|-----|-----|----|----|-------|-----------------|
| Westl. Ostsee, Pommern: | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| insgesamt | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 239 | 21 | 31 | 11 | — | — | 1 | 39 | 43 | 33 | 27 | 14 | 4 | 11 | 3 | 1 | — | — | |
| Juli/August | 753 | — | — | 7 | 129 | 143 | 241 | 59 | 4 | 33 | 59 | 36 | 21 | 11 | 7 | 3 | — | — | |
| Sept./Okt. | 132 | — | — | — | — | — | 4 | 20 | 34 | 36 | 14 | 6 | 11 | 4 | 3 | — | — | — | |
| 2. Wachstumsper. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 63 | 21 | 31 | 11 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 5,3 |
| Juli/August | 579 | — | — | 7 | 129 | 143 | 241 | 59 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 8,9 |
| Sept./Okt. | 111 | — | — | — | — | — | 4 | 20 | 34 | 36 | 14 | 3 | — | — | — | — | — | — | 11,9 |
| 3. Wachstumsper. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 159 | — | — | — | — | — | 1 | 39 | 43 | 33 | 27 | 14 | 2 | — | — | — | — | — | 12,1 |
| Juli/August | 144 | — | — | — | — | — | — | — | 4 | 33 | 59 | 36 | 12 | — | — | — | — | — | 13,6 |
| Sept./Okt. | 21 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 3 | 11 | 4 | 3 | — | — | — | 15,8 |
| 4. Wachstumsper. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 17 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | 11 | 3 | — | — | — | 16,7 |
| Juli/August | 30 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 9 | 11 | 7 | 3 | — | — | 16,6 |
| Ostpreußen: | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Juni/Juli | 482 | — | — | — | — | — | — | — | 13 | 131 | 150 | 131 | 42 | — | — | — | — | — | |
| Nordsee, Helgoland: | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| April/Juni | 455 | — | — | — | — | — | — | 1 | 29 | 97 | 63 | 28 | 35 | 57 | 88 | 48 | 8 | 1 | |
| Aug./April | 512 | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 12 | 21 | 79 | 216 | 150 | 32 | 1 | — | |

Ablaichen und wachsen um weitere 4 cm. Während der 4. Wachstumsperiode nehmen sie nur noch unwesentlich an Größe zu. Wieder war 18 cm die größte beobachtete Länge.

Bei den Herbstlaichern decken sich Wachstumsperioden und Lebensjahre nicht. Bei der Altersbestimmung ist zu berücksichtigen, daß das Lebensjahr im Herbst abschließt. Alle etwa von Oktober bis September gefangenen Tiere gehören also einer Altersgruppe an. Die Mehrzahl der untersuchten Tiere befand sich im 1. Lebensjahr; von den 377 älteren Fischen standen $330 = 88\%$ im 2. Lebensjahr und $47 = 12\%$ im 3. Lebensjahr.

Die Otolithen der aus Ostpreußen erhaltenen Tiere waren durch das Formalin bereits angegriffen und gestatteten nicht mehr, die mehr als zwei Jahre alten Tiere zuverlässig auszusondern. Ihre Zahl war aber gewiß nicht erheblich, so daß wir das in den Fängen von Juni/Juli auftretende Maximum bei 13 cm den knapp zweijährigen Fischen (im Beginn der 3. Wachstumsperiode) zurechnen dürfen. Die mittlere Länge dieser Altersgruppe stimmt also hinreichend mit der in Pommern und der westlichen Ostsee festgestellten überein. Einjährige Exemplare fehlten in diesen Strandfängen.

Es ist zweckmäßig, die Fänge aus der Nordsee (Umgebung von Helgoland) in zwei Gruppen zusammenzufassen. In der ersten sind alle Wadenfänge von der Helgoländer Düne aus den Monaten April—Juni vereinigt. Das Häufigkeitsminimum bei 14 cm läßt klar die Trennung der $1\frac{1}{2}$ -jährigen von den $2\frac{1}{2}$ -jährigen Fischen erkennen. Die häufigsten Längen dieser beiden Altersklassen sind 12 und 17 cm, was hinreichend mit den Befunden in der westlichen Ostsee und in Pommern übereinstimmt. Allerdings gründete sich hier die Längenbestimmung der Fische, die das 2. Lebensjahr überschritten haben, nur auf eine geringe Zahl, und die Durchschnittsgröße der in der 4. Wachstumsperiode stehenden Exemplare wie vor allem die geringe Größe zweijähriger Fische aus Ostpreußen lassen erkennen, daß auch bei dieser Rasse die Wachstumsgeschwindigkeit in der Nordsee gesteigert ist.

Die mit der Garnelenkurre auf der Loreley-Bank östlich von Helgoland gefangenen Tiere waren durchweg zweijährig und fortpflanzungsfähig.

d) *Ammodytes lanceolatus*.

Da diese Art nicht so regelmäßig in größerer Menge gefangen wird wie *A. tobianus*, reichen die vorliegenden Messungen nicht ganz aus, um den Wachstumsverlauf in der Ostsee klarzustellen. Ähnliche Schwierigkeiten machten sich auch bei *A. marinus* geltend. Von einigen Plätzen wurden größere Fänge erhalten, die den Messungsreihen das Gepräge geben.

Im Frühjahr traten, allerdings nicht am selben Ort, drei Maxima auf bei 9, 14 und 18 cm. Sie kennzeichnen die Durchschnittslänge der ersten drei Jahrgänge. Die Messungsreihe vom Sommer wird durch ein ausgeprägtes Maximum bei 12—13 cm beherrscht. Diese Tiere, Anfang Juli bei Saßnitz gefangen, werden durch die Otolithen zumeist als einjährig ausgewiesen, sind also in den ersten Frühjahrsmonaten sehr rasch herangewachsen. Zweijährige Fische fanden sich nur in geringer Zahl vor. Das unbedeutende sekundäre Maximum bei 19—20 cm kommt den 3jährigen Tieren zu. In der Meßreihe vom Herbst vermißt man das Hervortreten der Hauptlänge einjähriger Tiere, von denen nur wenige festgestellt wurden. Die starke Häufung bei 17 cm wird durch die 2jährigen Fische hervorgerufen. Die größten Exemplare von 22 cm und mehr hatten das 3. Lebensjahr vollendet.

Bei Abschluß des 2. Lebensjahres, d. h. bei Eintritt der Fortpflanzungsfähigkeit, beträgt die Durchschnittsgröße nach meinen Messungen 15 cm, im folgenden Jahr erhöht sie sich auf 20 cm. Beide Werte sind jedoch nur auf Grund einer geringen Anzahl berechnet und wahrscheinlich zu niedrig.

Ähnlich wie bei den Herbstlaichern von *A. tobianus* decken sich auch bei *A. lanceolatus* Wachstumsperioden und Lebensjahre nicht. Alle von September bis einschließlich August des folgenden Jahres gefangenen Fische sind zu einer Altersgruppe zu rechnen. Danach standen über die Hälfte der untersuchten Tiere im 1. Lebensjahr. Nach deren Abzug verbleiben 547 Exemplare, die sich folgendermaßen auf die älteren Jahresklassen verteilen: 250 = 46% im 2. Lebensjahr, 291 = 53% im 3. Lebensjahr, 6 = 1% im 4. Lebensjahr. Wenn bei dieser Altersverteilung auch der Zufall eine Rolle gespielt hat, so ist doch die große Zahl der Tiere bemerkenswert, die das 2. Lebensjahr überschritten haben; einzelne gingen sogar ins 4. Lebensjahr.

Für die Nordsee liegt lediglich Material aus den Frühjahrsmonaten (April—Juni) vor. Das die Messungsreihe beherrschende Maximum bei 15 cm kommt den knapp zweijährigen Tieren zu, deren mittlere Länge mit 15,9 cm um 1,5 cm größer ist als in der Ostsee. Lediglich ein Exemplar von 11 cm ist einjährig, die von 20 cm aufwärts sind dreijährig. Die Fische stammen größtenteils aus Cuxhavener Krabbenfängen. Die ge-

Tabelle 20.
Ammodytes lanceolatus.
Länge in der 2.—4. Wachstumsperiode.

| | Anzahl | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 cm | Mittl. Länge cm |
|---------------------|--------|---|----|-----|----|----|-----|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-------|-----------------|
| Ostsee, insges. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 595 | 1 | 45 | 169 | 90 | 18 | 7 | 65 | 73 | 24 | 16 | 24 | 29 | 17 | 6 | 7 | 3 | 1 | — | — | — | |
| Juli/August | 330 | — | — | — | 1 | 26 | 103 | 149 | 26 | 8 | 4 | 2 | 1 | 4 | 5 | 1 | — | — | — | — | — | |
| Sept./Okt. | 232 | — | — | — | — | — | — | 8 | 23 | 29 | 40 | 71 | 34 | 16 | 5 | — | 1 | 4 | — | — | 1 | |
| 2. Wachstumsperiode | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 322 | 1 | 45 | 169 | 90 | 17 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 9,7 |
| Juli/August | 288 | — | — | — | 1 | 26 | 103 | 143 | 15 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 13,0 |
| Sept./Okt. | 34 | — | — | — | — | — | — | 8 | 19 | 6 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 14,5 |
| 3. Wachstumsperiode | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 184 | — | — | — | — | 1 | 7 | 65 | 73 | 24 | 10 | 4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 14,4 |
| Juli/August | 32 | — | — | — | — | — | — | 6 | 11 | 8 | 4 | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 15,1 |
| Sept./Okt. | 191 | — | — | — | — | — | — | — | 4 | 23 | 39 | 71 | 34 | 16 | 4 | — | — | — | — | — | — | 17,4 |
| 4. Wachstumsperiode | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Mai/Juni | 90 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6 | 20 | 29 | 17 | 7 | 7 | 3 | 1 | — | — | — | 18,9 |
| Juli/August | 10 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 4 | 5 | 1 | — | — | — | — | — | 20,2 |
| Sept./Okt. | 6 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 4 | — | — | 1 | 23,8 |
| Nordsee | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| April/Juni | 241 | — | — | — | — | 1 | 1 | 16 | 47 | 73 | 41 | 26 | 17 | 7 | 5 | 2 | 1 | 2 | 2 | — | — | |

fundene größte Länge, 24 cm, bleibt weit hinter der Höchstgrenze der Art zurück, die mit 32 cm angegeben wird (siehe S. 111).

Übersicht und Vergleich des Wachstumsverlaufes.

Bei dem Umfang der Probleme, die bei der Untersuchung der Fangproben zur Erörterung standen, gestaltete sich diese recht langwierig und zeitraubend. Dabei bestand anfangs nicht die Absicht, vollständige Altersanalysen der Fangproben vorzunehmen. Ich beschränke mich zunächst darauf, an Hand der Otolithen die Längenvariation und häufigsten Werte des 1. und 2. Jahrganges festzustellen. Die Aussonderung älterer Tiere bereitete dabei gewisse Schwierigkeiten, da die späteren Jahresringe undeutlich und oft nicht mit Sicherheit zu erkennen sind. Die Zahl solcher mutmaßlich älteren Fische war jedoch stets gering und beschränkte sich auf die im allgemeinen wenig häufigen größten Längen, so daß die mittlere Länge des 2. Jahrganges selbst durch gelegentliches Übersehen älterer Tiere nicht merklich beeinflußt wird. Nach den vorliegenden Altersbestimmungen kommen in den Laichfischschwärmen von *A. tobianus* und *A. marinus* auf 100 zweijährige Tiere etwa 6—15 dreijährige. Verhältnismäßig wenig Fische gelangen also zum 2. Mal zur Fortpflanzung, und eine dreimalige Laichtätigkeit ist wohl eine Ausnahme. Bereits mit drei Jahren wird die Höchstlänge erreicht, die in dem vorliegenden Material in der Ostsee 18 cm und in der Nordsee 20 cm beträgt. Übereinstimmend damit nennen F. A. SMITT (1895) 204 mm für die norwegischen Gewässer und KL. BAHR (1935) 185 mm für die ostpreußische Küste, während für die finnische Südküste von G. GOTTBORG (1910) 167 mm angegeben wird. Die besonderen Lebensbedingungen in der Ostsee haben also eine Größenabnahme zur Folge, die sich sowohl in einem langsameren Wachstum wie in einer geringeren Höchstlänge auswirkt.

Bei seinen Untersuchungen über den kleinen Sandaal der Samlandküste gelangte KL. BAHR (1935) zu ähnlichen Ergebnissen, wenn er auch auf Grund des „Wachstumsstufenverfahrens“ zu höheren Prozentsätzen für die Altersgruppen III und IV kommt. Er bezeichnet deshalb den kleinen Sandaal mit Recht als einen „kurzlebigen“ Fisch. Was geschieht aber nun mit der Mehrzahl der Tiere, nachdem sie zum 1. Mal am Ende ihres 2. Lebensjahres gelaicht haben? Es ist wenig wahrscheinlich, daß sie in einem solchen Ausmaße ihren allerdings zahlreichen Feinden, von denen in der Ostsee Lachs, Dorsch und große Flundern erwähnt seien, zum Opfer fallen. Beobachtungen an der ostpommerschen Küste deuten darauf hin, daß ein großer Teil der Tiere nach dem Ablaihen abstirbt. O. MARQUARD (1935) berichtet hierüber folgendes: „Im Spätsommer bis Anfang Herbst verschwindet der größere Tobias von der Küste. Das kann vielleicht damit in Zusammenhang gebracht werden, daß der Tobias im Spätherbst von der Grundschleppnetzfisherei als stinkende, verwesende Leichenmassen aus bestimmten Gründen vor der ostpommerschen Küste mit heraufgeholt wird. Diese Tobiasleichen finden sich vorzugsweise auf Tiefen zwischen 20 und 35 m, und zwar liegen sie dort auf weit ausgedehnten Gebieten in Massen, ganz besonders stark in den 20—30 m-Gründen vor Scholpin bis über Leba hinaus. Wahrscheinlich stirbt im Laufe des Sommers ein Teil der ausgewachsenen Tobiasaale ab, denn große Tobiasaale werden gelegentlich noch Mitte des Sommers südlich der Leichengebiete gefangen.“ Von anderen Küstengebieten sind ähnliche Beobachtungen bisher nicht bekannt geworden. Diese bemerkenswerte Erscheinung

sollte einmal näher studiert werden; vor allem wäre zu klären, ob sie regelmäßig im Spätherbst im gleichen Umfang auftritt, und welche Art davon betroffen wird.

Zum Unterschied von *A. tobianus* und *A. marinus* wurden unter den größeren Exemplaren von *A. lanceolatus* häufig ältere Fische von drei und öfters auch von vier Jahren gefunden. Als Höchstgrenze des Wachstums werden für die Küste Skandinaviens 32,0 cm angegeben (SUNDEVALL, zit. nach G. GOTTBERG 1910), für die schottische Küste 31,0 cm (McINTOSH und MASTERMAN 1897), für die Ostsee 29,0 cm (G. GOTTBERG, finnische Gewässer).

Nachdem mit Erfolg die Aufteilung der Gruppe *A. tobianus* — *marinus* in die drei Formen durchgeführt und die Wachstumsverhältnisse hinreichend geklärt sind, ist es angezeigt, die Ergebnisse übersichtlich zusammenzustellen, um noch einmal in der Rückschau die Schwierigkeiten vor Augen zu führen, die früher Alters- und Wachstumsuntersuchungen an dieser Gruppe bereiten mußten. Die Betrachtung beschränkt sich auf das Material aus der westlichen Ostsee und den pommerschen Gewässern, in anderen Gebieten dürften die Verhältnisse, von geringen Abweichungen abgesehen, ähnlich liegen.

Der Umfang der Proben ist nicht groß genug, um für alle Monate, die für den Wachstumsverlauf wichtig sind, gute Mittelwerte zu liefern. Deshalb sind in der Tabelle 21 jeweils zwei Monate zusammengennommen. Die für diese ermittelten Durchschnittslängen sind in der Weise angegeben, daß man das Wachstum der im Verlaufe eines Jahres auftretenden Bruten während der folgenden zwei Jahre ablesen kann. Jedes dieser Jahre entspricht einer Wachstumsperiode, und bei dieser Darstellung wird besonders deutlich, daß die erste Wachstumsperiode um so kürzer währt, je später im Jahr die Laichzeit liegt. Die Abgrenzung der Lebensjahre muß natürlich bei jeder Art bzw. Rasse in anderer Weise erfolgen, da das Lebensjahr jeweils zur Laichzeit abschließt.

In der Fischereiforschung hat es sich ganz allgemein eingebürgert, das Alter eines Fisches nach dem Beispiel von C. G. J. PETERSEN durch die Angabe der Altersgruppe zu bezeichnen, der er zugehört. Diese werden nach der Anzahl der vollendeten Lebensjahre benannt. C. G. J. PETERSEN (1893) hat hierfür bei seinen Untersuchungen über die Scholle den 1. April als Stichtag gesetzt. An diesem Termin wechselt ein Fisch in die nächsthöhere Altersgruppe über. Er hat dieses Datum gewählt, weil zu dieser Zeit das neue Wachstum verstärkt einsetzt. Sofern Wachstumsperioden und Lebensjahre sich zeitlich einigermaßen decken, was bei den Winter- und Frühjahrslaichern der Fall ist, kann man diesen Stichtag als allgemein gültig anerkennen. Fällt aber die Fortpflanzungszeit in den Sommer oder gar in den Herbst, so hat dieses Datum als Beginn einer neuen Altersgruppe keine Berechtigung mehr, da die Abkömmlinge um diese Zeit nicht in ein neues Lebensjahr eintreten. In solchen Fällen ist bei dieser Art der Einteilung die auch in der vorliegenden Arbeit gewählte Bezeichnung „Wachstumsperiode“ vorzuziehen, um Mißverständnisse zu vermeiden. So wäre es z. B. irreführend, wenn man angeben würde, daß die Fortpflanzungsfähigkeit bei den Herbstlaichern von *A. tobianus* in der Altersgruppe III einträte, denn diese Tiere sind an diesem wichtigen Lebensabschnitt zwei Jahre alt, ebenso alt wie die Frühjahrsrasse und die beiden anderen Arten zur Laichzeit. Aber doch besteht ein wichtiger Unterschied zwischen ihnen: Der Wachstumsverlauf wird bei *A. marinus* und der Frühjahrsrasse bis zum Eintritt der Vermehrungsfähigkeit nur ein-

mal unterbrochen, bei *A. lanceolatus* und besonders bei der Herbstrasse dagegen zweimal.

Soll der Zeitraum, den eine Altersgruppe umspannt, einem Lebensjahr entsprechen, so müßte der Stichtag der Lage der Laichzeit gemäß gewählt werden. Auch hierbei wird man eine gewisse Willkür nicht vermeiden können, da sich der Laichvorgang über eine längere Zeit erstreckt, ganz abgesehen davon, daß die Hochzeit des Laichens zuweilen nicht genau bekannt ist, wie z. B. bei *A. marinus*. Die *Ammodytes*-Arten mit ihren über das ganze Jahr verteilten Laichzeiten sind besonders geeignet, um an ihnen die Schwierigkeiten der Altersgruppenabgrenzung darzulegen. Man könnte hierbei nicht ohne vier verschiedene Stichtage auskommen, wenn man sie sinngemäß und folgerichtig durchführen wollte. Die Klarheit der Darstellung würde dadurch kaum gefördert werden.

Ich habe versucht, in Tabelle 21 für jede Art bzw. Rasse die einzelnen Lebensjahre abzugrenzen, wobei das Ende der Laichzeit zugleich als Abschluß eines Lebensjahres angesehen worden ist. Dafür sind die folgenden Monate angesetzt: *A. marinus* Februar, *A. tobianus* Mai bzw. September, *A. lanceolatus* Juli. Die Darstellung ist so gewählt worden, daß man ihr die durchschnittliche Größe der verschiedenen Formen zu einer bestimmten Jahreszeit wie auch bei Vollendung eines Lebensjahres entnehmen kann. Allerdings streuen die angegebenen Mittelwerte z. T. ziemlich stark, da die Zahl der ihrer

Tabelle 21.
Wachstumsverlauf der *Ammodytes*-Arten.
Westliche Ostsee und pommersche Gewässer.

| | | Mittlere Länge in cm | | | |
|---------------------|--------------|----------------------|--|-----------------------|-------------------------------------|
| | | <i>A. marinus</i> | <i>A. tobianus</i> Frühjahrslaicher | <i>A. lanceolatus</i> | <i>A. tobianus</i> Herbstlaicher |
| 1. Wachstumsperiode | April/Mai | 2,8 | | | |
| | Juni/Juli | 7,0 | 1,5 | | |
| | August/Sept. | — | 8,2 | 7,2 | |
| | Okt./Nov. | — | — | — | 1,6 |
| 2. Wachstumsperiode | April/Mai | — | — | — | 5,1 |
| | Juni/Juli | 12,2 | 10,4 | 9,7 | 6,8 |
| | August/Sept. | 12,7 | 14,6 | — | 8,9 |
| | Okt./Nov. | (11,6) | 13,8 | 14,4 | 11,9 |
| 3. Wachstumsperiode | April/Mai | 14,8 | 15,8 | 14,3 | 11,0 |
| | Juni/Juli | 16,6 | 15,3 | 15,1 | 12,9 |
| | August/Sept. | 17,1 | 17,0 | 17,4 | 13,9 |
| | Okt./Nov. | 17,0 | — | 18,3 | 15,7 |
| 4. Wachstumsperiode | April/Mai | | 18,0 | 18,9 | 16,7 |
| | Juni/Juli | | | 20,2 | 16,7 |
| | August/Sept. | | | — | 16,6 |
| | Okt./Nov. | | | 23,8 | |

Berechnung zugrunde liegenden Tiere gering ist oder andere Ursachen die Werte beeinflusst haben mögen. Diese Mängel waren bei der Art der Materialgewinnung unausbleiblich, so wünschenswert auch eine möglichst gleichmäßige Erfassung aller Altersstadien während des ganzen Jahres gewesen wäre. Dadurch wird jedoch die aus der Reihenfolge der Einzelwerte sich ergebende allgemeine Feststellung kaum beeinträchtigt, daß die Arten, insbesondere die der Gruppe *A. tobianus* — *marinus* angehörenden Formen,

ein annähernd gleiches Wachstum zeigen. So liegen die mittleren Längen zu Beginn des 2. Lebensjahres bei 10–11 cm, des 3. Lebensjahres bei 15 cm. Am Ende des 3. Lebensjahres wird die in diesem Teile der Ostsee beobachtete Endlänge von 17–18 cm erreicht. Nur bei *A. lanceolatus* schreitet das Wachstum weiter fort und führt zu erheblich größeren Längen. Die

Durchschnittsgrößen der in der gleichen Wachstumsperiode stehenden Arten bzw. Rassen sind um so niedriger, je später im Jahr die Laichzeit liegt. Die Abkömmlinge der Winterbrut (= *A. marinus*) sind fast um das Wachstum eines Jahres denen der folgenden Herbstbrut (= *A. tobianus*) voraus. Bei einer Längen-

zunahme von etwa 10 cm im 1. Lebensjahr besteht eine gewisse Möglichkeit, die Rassen von *A. tobianus* und *A. marinus* voneinander zu trennen. Doch schon im 2. Lebensjahr ist die Aussicht hierfür wesentlich geringer, da das Wachstum nur noch etwa 5 cm beträgt und die Durchschnittslängen dementsprechend näher zusammenrücken.

Es ist sehr aufschlußreich, diese Frage an dem vorliegenden Material zu prüfen, indem nachträglich durch Vereinigung der drei Formen gewissermaßen die alte, vermeintlich einheitliche Art *A. tobianus* wiederhergestellt wird. Dies ist in Abb. 24 an Hand der

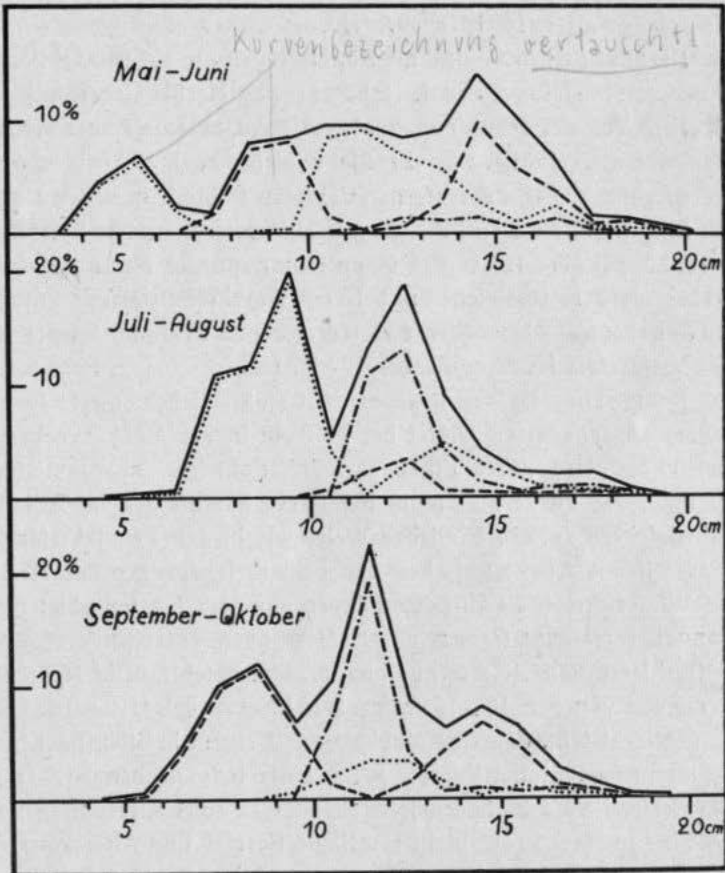


Abb. 24. Messungskurven der Fangproben an *Ammodytes tobianus* und *Ammodytes marinus* aus der Ostsee.

..... *A. tobianus* Frühjahrslaicher, ---- *A. tobianus* Herbstlaicher,
- · - · - *A. marinus*, — Gesamtkurve.

Fänge im Mai/Juni, Juli/August und September/Oktobre für das Gebiet der westlichen Ostsee und Pommerns erfolgt. In der Meßkurve vom Frühjahr ist die zu kleinen Jungfischen herangewachsene Brut der Herbstlaicher deutlich als abgesonderte Häufung um 5 cm zu erkennen. Im übrigen aber erstreckt sich die Meßkurve in fast gleichbleibender Höhe von 8 bis 13 cm, steigt dann zum Hauptgipfel bei 14—15 cm an, der durch zweijährige Frühjahrslaicher und *A. marinus* hervorgerufen wird, und fällt dann rasch ab. In die Lücke zwischen den beiden Jahrgängen der Frühjahrslaicher fügen sich genau die $1\frac{1}{2}$ Jahre alten Herbstlaicher ein.

Bis zum Sommer sind die Populationen um ein beträchtliches Stück herangewachsen. Auch jetzt noch ist der 1. Jahrgang der Herbstlaicher mit Hauptlängen von 7—9 cm deutlich von der Hauptmenge abgesetzt. Dabei darf aber nicht außer acht gelassen werden, daß die neue Brut der Frühjahrslaicher noch zu klein ist und die von *A. marinus* sich vorwiegend in den küstenfernen Gebieten aufhält, in denen sie schwer zu fangen ist. Die im 2. Lebensjahr stehenden Angehörigen dieser beiden Formen bilden mit ihrem häufigsten Längenwert 12 cm das Hauptmaximum der Messungskurve, dem sich die fast zwei Jahre alten Herbstlaicher mit 13 cm Durchschnittslänge anfügen. Eine geringe Anzahl im 3. Lebensjahr befindlicher *A. marinus* und Frühjahrslaicher verursachen eine Streckung des äußersten Kurventeils bei 16—17 cm.

Im Herbst ist die Brut der Frühjahrslaicher soweit herangewachsen, daß sie mit einem abgegliederten Gipfel bei 7—8 cm in der Meßkurve hervortritt. Der Hauptgipfel bei 11 cm wird durch die ungewöhnlich kleinen knapp 2jährigen *A. marinus* hervorgerufen, das kleine Maximum bei 14 cm kommt den im 2. Lebensjahr stehenden Frühjahrsläichern zu. In ähnlicher Weise wie in den Frühjahrsfängen fügt sich diese Altersklasse in die Lücke zwischen den beiden Jahrgängen der Herbstlaicher ein.

Wie erwartet, sind in den Fängen aus dem Küstengebiet der Ostsee nur der 1. Jahrgang der *tobianus*-Rassen durch Messungen auszusondern, während die entsprechende Altersklasse von *A. marinus* hier praktisch fehlt. Die Mehrheit der Fänge, die im allgemeinen von den 10—16 cm großen Fischen gebildet wird, kann in ungünstigen Fällen so gemischt sein, daß eine Meßkurve mit einem breiten, flachen Gipfel oder einem steilen Maximum erhalten wird, die keine Unterteilung aufweist. Durch das Hinzutreten von *A. marinus* vom 2. Lebensjahr ab ist eine solche Trennung noch viel weniger möglich. Da aber in einer Probe nicht sämtliche Formen und Altersklassen vertreten sind, vielmehr die Einzelfänge häufig nur aus wenigen Komponenten bestehen, kann die Größenverteilung durchaus Hinweise auf ihre Zusammensetzung geben. Vorbedingung hierfür ist jedoch die genaue Kenntnis der Wachstumsweise der einzelnen Formen. Doch auch diese bildet keine Gewähr für eine richtige Deutung, da die mittleren Größen der Altersklassen in den Schwärmen variieren können. Zuverlässige Auskunft gibt allein die Otolithenanalyse.

Es wäre wohl voreilig, auf Grund der wenigen Fänge von der ostpreußischen Küste, die ich untersucht habe, anzunehmen, daß die Verhältnisse hier wesentlich anders liegen als an der pommerschen Küste. KL. BARR (1935) bildet die Längenkurve einer am 1. Juli 1931 im Hafen von Neukuhren erhaltenen Fangprobe ab, die zwei getrennte Maxima bei 10,0 und 12,0 cm zeigt, getrennt durch ein Minimum bei 10,5 cm. Nach der Tabelle 21 (S. 112) darf man vermuten, daß der 1. Gipfel den einjährigen Frühjahrsläichern und der

2. Gipfel den um $\frac{1}{2}$ Jahr älteren Herbstlaichern von *A. tobianus* zuzuordnen sind. Die deutliche Zweigipfligkeit der Kurve verschwindet, wenn man die auf halbe Zentimeter ausgeführten Messungen zu ganzen Zentimetern vereinigt. Die Wahl kleiner Maßeinheiten ist somit für die Trennung der Rassen vorteilhaft.

Schwieriger ist es, nach den von G. GOTTBERG (1910) mitgeteilten Messungsreihen von Larvenstadien und Jungfischen des Sandaals in den finnischen Gewässern ein Urteil über deren Art- und Rassenzugehörigkeit abzugeben, da hier abweichende Wachstumsverhältnisse vorliegen können. Ende Mai treten in Küstennähe Jungfische von 4–5 cm Größe auf, die im Juli 5–8 cm messen und bis zum September 7–9 cm erreicht haben. Es ist dies vermutlich der 1. Jahrgang der Herbstlaicher von *A. tobianus*. Außerdem werden im September wieder kleinere Jungfische von 3–5 cm Größe gefangen, die sich wahrscheinlich aus den im Juni beobachteten 15–30 mm großen Jugendstadien entwickelt haben und somit Abkömmlinge der Frühjahrsrasse sind.

Es bedarf keiner näheren Darlegungen, daß frühere Angaben über das Wachstum und die durchschnittliche Größe der Altersklassen des kleinen Sandaals (MASTERMAN 1895, G. GOTTBERG 1910, KL. BAHR 1935) den wirklichen Verhältnissen nicht gerecht werden konnten, da man dabei von der irrtümlichen Voraussetzung ausging, es handle sich nur um eine einzige Art.

VII. Die Häufigkeit der Arten im Untersuchungsgebiet.

Im Verlauf dieser Darstellungen sind öfters Bemerkungen über das Vorkommen der einzelnen Arten im Bereich der deutschen Nordsee- und Ostseeküste gemacht worden. Es wurde auch auf das Mißverhältnis hingewiesen, das zwischen der Menge der Brut in Planktonfängen und der Häufigkeit der erwachsenen Tiere in den Netzfängen besteht. Diese Verhältnisse sollen einmal kurz zusammengefaßt dargestellt werden, wenn auch das vorliegende Material, wie sogleich betont sei, nicht ausreicht, die Frage nach den hauptsächlichsten Wohngebieten der Arten völlig zu klären.

Da eine Liste der einzelnen Fangproben sehr umfangreich werden würde und die wichtigsten davon bereits in den Tabelle 1–3 aufgeführt sind, fasse ich sie zu Gruppen zusammen, die für jedes Küstengebiet nach den zum Fang benutzten Geräten aufgestellt sind (Tabelle 22).

An der Küste allgemein üblich ist der Fang mit der Strandwade (Zuggarn), einem mit langen Flügeln versehenen engmaschigen Netzsack, der in einiger Entfernung parallel zum Strand mit dem Boot ausgefahren und dann gegen das Ufer eingezogen wird. Die als Angelbesteck benötigten Sandaale werden fast ausschließlich mit diesem Gerät in Strandnähe gefangen. Gemäß dem volkstümlichen Namen des Fisches wird es als Spierlingswade (Nordsee), Tobiaswade (westlichen Ostsee, Pommern) oder Sutterwade (Ostpreußen) bezeichnet. Bei Kolberg wird dieses Gerät auch weiter seewärts auf tieferem Wasser mit Scherbrettern geschleppt und dann „Tobiaszeese“ genannt.

Als Beifang bei anderen Fischereien werden die Sandaale nur mit sehr engmaschigen Schleppnetzen erhalten. Hier ist in erster Linie die Fischerei auf Garnelen in den Küstengewässern der Nordsee zu nennen; in den dabei verwendeten Krabbenkurren finden sich als Beifang häufig große Mengen *Ammodytes*. Auf küstenfernen Fangplätzen über

Tabelle 22.
Häufigkeit der *Ammodytes*-Arten in Fängen aus Nord- und Ostsee.

| Gebiet | Fanggerät | Tiefe | Anzahl der Proben | <i>lanceo- latus</i> | <i>marinus</i> | <i>tobianus</i> | <i>tobianus</i> | |
|---------------------------------|----------------|------------|-------------------------|--------------------------|----------------|-----------------|----------------------------|--------------------|
| | | | | | | | Früh- jahrs- laicher | Herbst- laicher |
| Nordsee | | | | | | | | |
| Cuxhaven | Krabbenkurre | 5–6 m | 8 | 301 | — | 950 | 945 | 5 |
| Helgoland | Wade | Strandzone | 5 | 26 | 54 | 610 | 18 | 294 |
| | Garnelenkurre | 24 m | | — | 3 | 2 | — | 2 |
| Loreley-Bank | Garnelenkurre | 10–15 m | 3 | 5 | 35 | 520 | 8 | 512 |
| Insgesamt | | | | 332 | 92 | 2082 | 971 | 813 |
| Ostsee | | | | | | | | |
| Kieler und Lübecker Bucht | Wade | Strandzone | 3 | 353 | — | 707 | 531 | 176 |
| | Jungfischtrawl | Strandzone | | 8 | 1 | 28 | 23 | 5 |
| | Sprottzeese | 20–25 m | | 5 | 8 | 2 | 2 | — |
| Pommern | Wade | Strandzone | 4 | 714 | 11 | 928 | 197 | 731 |
| | Jungfischtrawl | Strandzone | | — | — | 156 | 137 | 19 |
| | Tobiaszeese | 14 m | 3 | 2 | 709 | 131 | 18 | 113 |
| | Garnelenkurre | 9–30 m | 3 | 129 | 219 | 357 | 40 | 73 |
| Ostpreußen | Wade | Strandzone | 5 | 86 | 60 | 1327 | 345 | 982 |
| | Dorschmägen | 50 m | | 1 | 68 | 3 | 1 | 2 |
| Insgesamt | | | | 1298 | 1076 | 3639 | 1294 | 2101 |

tieferem Wasser bringt ihn die Sprottzeese der Ostseefischer gelegentlich in einzelnen Exemplaren mit herauf.

Bei Untersuchungen des Jungplattfischbestandes in der Ostsee hat sich die Garnelenkurre als brauchbar zum Fange größerer Sandaale auf offener See erwiesen. Es ist dies ein engmaschiges Schleppnetz, das mit Scherbrettern versehen mit Motorkraft über den Grund gezogen wird und von jedem mit Motorwinde ausgerüsteten Fischkutter aus benutzt werden kann. Größere Fänge damit lassen auf eine sehr große Häufigkeit am Fischplatz schließen, da die schlanken, sehr beweglichen Fischchen sich auch durch seine engen Maschen zu bohren vermögen. Auch von dem kleinen Jungfischtrawl, das auf Anregung von A. C. JOHANSEN als Standardnetz bei Jungschollenuntersuchungen in der Strandregion verwendet wird und leicht mit der Hand vom Motorboot aus bedient werden kann, werden zuweilen kleine Sandaale erbeutet.

Da sich die gewerbsmäßige Fischerei auf Sandaal fast nur in Strandnähe abspielt, stammt die Mehrzahl der Fangproben aus der Strandregion. Auch die mit Krabbenkurre und Tobiaszeese erhaltenen Fische sind nur wenige Seemeilen von Land entfernt gefangen. Über die Besiedlung der weitausgedehnten Flächen des offenen Meeres ver-

mögen die in der Fischerei gebräuchlichen Netze, von den Zufallsfängen der Sprottzeese abgesehen, kein Material zu liefern. Um so bedeutungsvoller sind die hier bei wissenschaftlichen Untersuchungen erhaltenen Fänge, wenn ihre Zahl auch viel zu gering ist, um ein sicheres Urteil über die Verbreitung der Arten zu gestatten. Auch hierbei handelt es sich meist um Zufallsfänge gelegentlich anderer Arbeiten, zu einer systematischen Erforschung einzelner Meeresteile war bisher keine Gelegenheit gegeben. Deshalb ist auch eine weitere Unterteilung dieser Fänge etwa nach Tiefenstufen nicht ratsam.

Bei den Schwierigkeiten der Materialbeschaffung ist es verständlich, daß nur die umfangreichen Proben aus der Strandregion der Ostsee und aus dem Küstengebiet der Nordsee einigermaßen zuverlässig die dort sich aufhaltenden Schwärme erfaßt haben. Ihr augenfälliges Merkmal ist, daß in ihnen die neue Art *A. marinus* ganz zurücktritt. Unter rund 1250 Stück, die bei Cuxhaven gefangen sind, befindet sich kein einziges Exemplar dieser Art. Auch in den Wadenfängen von der Küste der westlichen Ostsee fehlt sie. Daß sie hier jedoch zuweilen vorkommt, erweist der Fang eines Exemplars mit dem Jungfischtrawl in der Eckernförder Bucht. In Pommern tritt sie in Wadenfängen vereinzelt auf, und noch weiter ostwärts ist die zunehmende Häufigkeit in Strandnähe unverkennbar, betrug doch der Anteil in einer Probe von der ostpreußischen Küste in einem Falle 11%. Die Hauptverbreitungsgebiete liegen in der offenen See, darauf weisen besonders die Fänge in den pommerschen Gewässern und in der Umgebung Helgolands hin sowie die größere Anzahl von Tieren aus den Mägen von Dorschen, die in weiterer Entfernung von der Samlandküste geangelt worden waren. Auch aus den zentralen Teilen der westlichen Ostsee liegen einzelne Funde vor. Wirklich eindrucksvolle Fänge von *A. marinus* sind bisher nur aus dem „Kessel“ nördlich von Kolberg bekannt geworden. Auch im Gebiet der Oderbank wurde zuweilen mit der Garnelenkurre eine größere Anzahl erbeutet.

A. lanceolatus fand sich öfters in großer Zahl in Fängen aus Küstennähe, sowohl in der Nordsee wie auch in der Ostsee. Noch an der ostpommerschen Küste ist diese Art sehr häufig, sie tritt erst an der Samlandküste zahlenmäßig hinter *A. tobianus* stark zurück. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich weit in die offene See, zahlreiche Exemplare wurden z. B. nördlich von Kolberg in 30 m Tiefe gefangen. Da sich die größeren Tiere vorwiegend von den verwandten Arten und deren Jugendstadien wie auch den eignen nähren, deckt sich ihr Wohngebiet wohl weitgehend mit dem von *A. tobianus* und *A. marinus* und ist somit sehr ausgedehnt. Bei künftigen Untersuchungen sollte man auf diese Art und ihren Mageninhalt besonders achten, da man dadurch wertvolle Aufschlüsse über die Verbreitung auch der beiden andern Arten erhalten kann. Als Beispiel seien 22 *A. lanceolatus* von 23–30 cm Länge erwähnt, die Ende September 1936 auf der westlichen Doggerbank im Heringstrawl gefangen worden waren und mir von Prof. SCHNACKENBECK-Hamburg überlassen wurden. Ihre Mägen waren angefüllt mit 25–45 mm großen Jugendstadien der eignen Art; ein Exemplar von 30 cm Länge hatte einen *A. marinus* von 16 cm gefressen.

In der Gesamtheit aller untersuchten Proben ist *A. tobianus* am zahlreichsten vertreten. Sein Anteil beträgt in den Fängen aus der Nordsee 83%, in denen aus der Ostsee 61%. Wohngebiete sind die küstennahen Gewässer, vornehmlich die Strandregion, in der Deutschen Bucht auch die Umgebung der Insel Helgoland. Einige Beob-

achtungen deuten darauf hin, daß diese Art in größerer Entfernung von der Küste gegenüber den beiden anderen Arten zurücktritt.

Über die Verbreitung der beiden Rassen von *A. tobianus* sind bereits bei Besprechung der Reifebestimmungen nähere Ausführungen gemacht worden, so daß hier nur nochmals an Hand der Fangzahlen die wichtigsten Befunde herausgestellt zu werden brauchen. In den Ostseefängen finden wir am selben Platz häufig die Angehörigen beider Rassen in größerer Zahl. Während in der westlichen Ostsee vorwiegend Frühjahrslaicher erhalten wurden, überwiegen in den Proben von der pommerschen und ostpreußischen Küste bei weitem die Herbstlaicher. Es ist aber wohl verfrüht, aus diesen Ergebnissen bereits allgemeine Schlüsse auf die Häufigkeit der Rassen in den einzelnen Abschnitten der Ostsee zu ziehen; dazu bedürfte es eines viel größeren Beobachtungsmaterials. In der Nordsee dagegen zeigt sich eine deutliche räumliche Sonderung der beiden Formen. Die Frühjahrslaicher wurden in Küstennähe festgestellt, die Herbstlaicher weiter seewärts in der Umgebung Helgolands. Die Beimischung der anderen Rasse beträgt an der Küste weniger als 1%, bei Helgoland 3%. Es bleibt abzuwarten, ob dies verschiedenartige Verhalten auch in anderen Gebieten der Nordsee zu beobachten ist.

Über die Verbreitung der *Ammodytes*-Arten in den nordeuropäischen Gewässern wurden bereits einleitend (S. 46) einige Mitteilungen gemacht. Dabei wurde *A. marinus* als Hochseeform charakterisiert, *A. tobianus* hingegen als Litoralform gekennzeichnet. Dies schließt jedoch nicht aus, daß beide Arten in einer breiten Zone nebeneinander vorkommen.

VIII. Variationsstatistische Untersuchungen.

Aus der Mitteilung von D. S. RAITT (1934) über die Entdeckung einer neuen *Ammodytes*-Art in den schottischen Gewässern geht hervor, daß er vor allem durch unerwartet hohe Wirbel- und Flossenstrahlenwerte auf das Vorhandensein einer bisher unbekannten Art aufmerksam wurde. Er hat sich bisher als einziger der Mühe unterzogen, an einer größeren Zahl von kleinen Sandaalen die Variationsreihen dieser Merkmale aufzustellen. Sonst finden sich in der Literatur nur allgemeine Angaben darüber, die offenbar auf gelegentlichen Stichproben fußen (KRÖYER 1853, W. YARRELL 1859, F. DAY 1884, F. A. SMITT 1895, E. MOREAU 1881, E. MOHR 1926). Bei ihrer Überprüfung kommt man zu dem Ergebnis, daß den meisten Forschern überwiegend Exemplare von *A. tobianus* vorgelegen haben. Mit Sicherheit gilt dies von den Fischen, bei denen Wirbelzählungen ausgeführt worden sind. Ihre Zahl wird übereinstimmend mit 62—63, gelegentlich bis 65 angegeben. Da die Zahlen der Strahlen in den verschiedenen Flossen bei Fischen systematische Bedeutung haben, sind sie auch bei *Ammodytes* öfters bestimmt worden. Die von einigen Autoren (DAY, MOREAU) mitgeteilten ziemlich hohen oberen Grenzen der Variationsbreiten der D. und A. lassen vermuten, daß sie auch *A. marinus* in der Hand gehabt haben. Sicherlich ist dies bei F. A. SMITT der Fall gewesen, denn die von ihm genannten Grenzwerte für D. (51—64), A. (26—33) und P. (12—15) umfassen nahezu die gesamten Variationsbereiche von *A. tobianus* und *A. marinus*.

Anfangs benutzte ich, dem Beispiel von D. S. RAITT folgend, vorzugsweise die Wirbelzahl zur Unterscheidung der beiden Arten. Falls nicht die Notwendigkeit vorliegt, das Material zu schonen, ist dies in vielen Fällen ein zuverlässiges Verfahren, die Artzugehörig-

keit festzustellen, vor allem dann, wenn bei konservierten Exemplaren die Otolithen nicht mehr brauchbar sind. Es ist aber bereits erwähnt worden und wird noch näher dargelegt werden, daß keineswegs in allen Fällen an Hand der Wirbelzahl eine Trennung der beiden Arten möglich ist, da sich die Variationsbereiche etwas überschneiden. In noch höherem Maße ist dies bei den Flossenstrahlenzahlen der Fall.

Es zeigte sich bald, daß die Variabilität der Flossenstrahlen- und Wirbelzahlen selbst einer eingehenden Betrachtung wert ist, da zwischen den Populationen entfernter Wohngebiete deutliche Unterschiede in den Mittelwerten beobachtet wurden. Unerläßlich wurden solche Untersuchungen, als Anzeichen für das Vorhandensein von Saisonrassen bei *A. tobianus* festgestellt wurden. Da es sich hierbei um die bisher einzige Parallele in europäischen Gewässern zu den Rassenbildungen des Herings handelt, erhob sich sogleich die Frage, ob sich die *Ammodytes*-Rassen hinsichtlich der zählbaren variablen Merkmale ähnlich verhalten wie die Saisonrassen des Herings, über die seit den grundlegenden Untersuchungen von FR. HEINCKE eine sehr umfangreiche Literatur vorliegt. Im Hinblick auf die bei anderen Fischen gemachte Feststellung, daß die Mittelwerte der „Rassenmerkmale“ innerhalb des Verbreitungsgebietes der Art in gewissen Grenzen variieren und dabei zuweilen bestimmt gerichtete Abhängigkeit von äußeren Faktoren vermuten lassen, lag es nahe, die drei morphologisch einander sehr ähnlichen *Ammodytes*-Arten einer umfassenden Analyse zu unterziehen. Ich hoffte, hierbei wichtige Aufschlüsse über die Variabilität der Merkmale, über Korrelationserscheinungen und Gleichartigkeit der Variabilitätsänderungen zu erhalten.

1. Die Variabilität der Flossenstrahlen- und Wirbelzahlen in Ost- und Nordsee.

Bei den variationsstatistischen Untersuchungen war ich zunächst bestrebt, an einer größeren Zahl von Fischen aus den einzelnen Wohngebieten der Arten die Variationsreihen der Wirbelsumme (Vert. S.) und der Strahlenzahl in der Dorsalflosse (D.), Analflosse (A.) und rechten Brustflosse (P.) festzustellen. Die erhaltenen Zahlenreihen und Mittelwerte sind am Schluß der Arbeit in Tabelle I—IV zusammengestellt. Damit sie nicht zu umfangreich wurden, sind die Standardabweichung σ und der mittlere Fehler m nicht mit aufgenommen. Der für die Beurteilung der Fehlergrenzen eines Mittelwertes wichtige mittlere Fehler ist in den übersichtlicheren Tabellen im Text angegeben. Es ist allgemein Brauch, die Beschaffenheit einer Probe hinsichtlich der genannten morphologischen Merkmale durch den Mittelwert zu charakterisieren. Selten geht man auch auf die Größe der Standardabweichung näher ein, obwohl beide Werte zusammen erst ausreichend eine Variationsreihe kennzeichnen. Ihre einzelnen Glieder gruppieren sich in der Regel gemäß den GAUSSschen Fehlergesetzen um den Mittelwert, wobei der größte Teil der Varianten — 99,74% — innerhalb der Grenzen $M \pm 3\sigma$ liegt. Es ist nicht beabsichtigt, die Variationsreihen mathematisch zu analysieren und zu prüfen, ob sie die geforderte normale (binomiale) Verteilung aufweisen; ich darf hierfür auf meine Arbeit über „Variabilitätsstudien an den Flossenstrahlen- und Wirbelzahlen der Ostseeschollen“ verweisen, in der die damit zusammenhängenden Fragen eingehend erörtert werden. Hier interessieren in erster Linie die Veränderlichkeit der Merkmalsmittel innerhalb des Untersuchungsgebietes und ganz besonders die Unter-

schiede der Populationen in Ostsee und Nordsee, da man solche bei anderen Fischen zum Anlaß genommen hat, für die Ostsee gesonderte Rassen aufzustellen.

Tabelle 23.
Ammodytes lanceolatus.

| Gebiet | n | Vert. S. $M \pm m$ | n | D. $M \pm m$ | n | A. $M \pm m$ | n | P. $M \pm m$ |
|----------------|-----|-----------------------|-----|--------------------|-----|--------------------|-----|--------------------|
| Westl. Ostsee | 128 | $66,82 \pm 0,073$ | 128 | $55,98 \pm 0,079$ | 128 | $29,72 \pm 0,075$ | 128 | $13,45 \pm 0,044$ |
| Pommern | 128 | $66,86 \pm 0,070$ | 127 | $56,01 \pm 0,092$ | 127 | $29,84 \pm 0,052$ | 100 | $13,48 \pm 0,052$ |
| Ostpreußen | 37 | $66,95 \pm 0,114$ | 36 | $56,22 \pm 0,148$ | 37 | $29,81 \pm 0,147$ | 37 | $13,65 \pm 0,079$ |
| Max. Differenz | | $0,13 \pm 0,135$ | | $0,24 \pm 0,168$ | | $0,12 \pm 0,091$ | | $0,20 \pm 0,090$ |
| Ostsee | 293 | $66,85 \pm 0,047$ | 291 | $56,02 \pm 0,056$ | 292 | $29,78 \pm 0,050$ | 265 | $13,49 \pm 0,031$ |
| Nordsee | 126 | $66,73 \pm 0,076$ | 125 | $56,24 \pm 0,082$ | 127 | $29,55 \pm 0,080$ | 115 | $13,33 \pm 0,049$ |
| Differenz | | $+ 0,12 \pm 0,089$ | | $- 0,22 \pm 0,099$ | | $+ 0,23 \pm 0,094$ | | $+ 0,16 \pm 0,058$ |

A. lanceolatus. Die Proben aus der Ostsee sind gebietsweise zu drei Gruppen (westliche Ostsee, Pommern, Ostpreußen) zusammengefaßt. Eine Prüfung der Mittelwerte ergibt bei allen Merkmalen nur unwesentliche Differenzen, die nirgends den dreifachen Betrag des zugehörigen mittleren Fehlers überschreiten. Die auftretenden Abweichungen sind wahrscheinlich durch den Zufall bedingt, die Proben können trotz der geringfügigen Unterschiede durchaus einen morphologisch einheitlichen Bestand repräsentieren und dürfen deshalb zusammengefaßt werden. Die sich dann ergebenden Mittelwerte liegen um 0,12–0,23 Einheiten höher als die an den Populationen aus der Nordsee (Deutsche Bucht) erhaltenen mit Ausnahme des Merkmals D., dessen Mittelwert um 0,22 niedriger ist. Aber auch diese Differenzen liegen noch innerhalb der Grenzen des dreifachen mittleren Fehlers.

Die statistische Prüfung der vorliegenden Proben bringt keine Anhaltspunkte dafür, daß die Populationen in Nord- und Ostsee wesentlich verschieden sind. Es bedürfte eines wesentlich umfangreicheren Zahlenmaterials, um die errechneten geringen Unterschiede der Mittelwerte als nicht zufallsbedingt zu erweisen.

Tabelle 24.
Ammodytes marinus.

| Gebiet | n | Vert. S. $M \pm m$ | n | D. $M \pm m$ | n | A. $M \pm m$ | n | P. $M \pm m$ |
|----------------|-----|-----------------------|-----|-------------------|-----|-------------------|-----|-------------------|
| Pommern | 191 | $68,50 \pm 0,066$ | 117 | $58,16 \pm 0,081$ | 117 | $31,05 \pm 0,058$ | 117 | $14,46 \pm 0,037$ |
| Ostpreußen | 114 | $68,90 \pm 0,107$ | 60 | $58,47 \pm 0,146$ | 60 | $30,68 \pm 0,124$ | 65 | $14,62 \pm 0,081$ |
| Deutsche Bucht | 67 | $69,75 \pm 0,124$ | 59 | $59,58 \pm 0,125$ | 62 | $30,68 \pm 0,104$ | 64 | $13,42 \pm 0,079$ |
| Hoofden | 16 | $69,94 \pm 0,165$ | 16 | $59,06 \pm 0,287$ | 16 | $30,31 \pm 0,171$ | — | — |
| Schottland | 205 | $69,21 \pm 0,079$ | 205 | $59,07 \pm 0,084$ | 205 | $30,61 \pm 0,076$ | 205 | $13,72 \pm 0,040$ |
| Island | 31 | $71,13 \pm 0,217$ | 13 | $60,23 \pm 0,291$ | 13 | $31,00 \pm 0,288$ | 14 | $13,57 \pm 0,167$ |

A. marinus. Die Art ist durch recht erhebliche Unterschiede in den Mittelwerten ausgezeichnet, wenigstens was die Merkmale Vert. S., D. und P. anlangt. Die Differenzen zwischen den Populationen einzelner Gebiete sind z. T. so groß, daß es keiner fehler-

theoretischen Berechnungen bedarf, um die Inkonstanz dieser Merkmale nachzuweisen. Die Differenzen zwischen den in Nord- und Ostsee erhaltenen höchsten und niedrigsten Mittelwerten betragen bei Vert. S. $1,25 \pm 0,140$, bei D. $1,42 \pm 0,149$, bei P. $0,20 \pm 0,113$. Doch auch innerhalb jedes dieser Meere ist die Art nicht einheitlich. D. S. RAITT (1934) führt für die genannten Merkmale Mittelwerte an, die von den in der Deutschen Bucht ermittelten abweichen. Dies überrascht um so mehr, als weiter nordwärts in den isländischen Gewässern eine abermalige sehr beträchtliche Erhöhung von Vert. S. und D. festzustellen ist. Die Zahl der untersuchten Tiere ist zwar nicht groß, aber die Sonderstellung zum mindesten der hohen Wirbelzahl steht außer Zweifel. Auch innerhalb der Ostsee ist die Konstanz der Art fraglich, wie die Proben von der pommerschen und der ostpreußischen Küste zeigen. In Anbetracht der großen Variabilität der Merkmale ist es dabei von geringerer Bedeutung, daß die Differenzen nicht immer den dreifachen Betrag des mittleren Fehlers überschreiten.

Die Variabilitätsänderung erfolgt nicht bei allen Merkmalen gleichsinnig, es treten hierbei vielmehr bemerkenswerte Unterschiede auf. Nur bei den Merkmalen Vert. S. und D. gehen sie parallel; die niedrigsten Werte finden sich in der Ostsee (Pommern) mit 68,5 bzw. 58,2, die höchsten bei Island mit rd. 71 bzw. 60, die Populationen in der Nordsee nehmen eine Zwischenstellung ein. Entgegengesetzt verhält sich das Merkmal P., denn es weist in der Ostsee die höchsten Mittelwerte auf (14,5—14,6), in der Nordsee und bei Island erheblich niedrigere (13,4—13,7). Das Merkmal A. endlich zeigt die geringste Veränderlichkeit (30,6—31,1), da dem nur an 16 Jungfischen aus der südwestlichen Nordsee (Hoofden) ermittelten niedrigen Wert von rd. 30 nur geringe Bedeutung beigemessen werden darf. Die Mittelwerte der Proben von Ostpreußen, aus der Deutschen Bucht und von der schottischen Küste stimmen sogar in auffallenderweise überein, und auch der Unterschied zwischen Ostpreußen und Pommern ($0,37 \pm 0,137$) liegt noch innerhalb der Fehlergrenzen.

Hinsichtlich der Artbestimmung von Jugendstadien durch Wirbel- und Flossenstrahlenzählungen sei auf die Proben aus den Hoofden (Januar/Februar) und aus dem Bornholmbecken (März) verwiesen.

A. tobianus. Das Augenmerk wird vor allem auf die morphologischen Unterschiede der beiden Saisonrassen gelenkt, die in den Mittelwerten der Flossenstrahlen- und Wirbelzahlen ihren sinnfälligsten Ausdruck finden.

Zum Ausgangspunkt der Betrachtung mögen die in der Nordsee (Deutsche Bucht) ermittelten Werte dienen. Bei den vor der Elbmündung gefangenen Frühjahrslaichern handelt es sich durchweg um geschlechtsreife Fische (abgelaicht bzw. reifend), unter den in der Umgebung Helgolands gefischten Herbstlaichern bestand die August-Probe aus fortpflanzungsfähigen Tieren. Die Übereinstimmung der einzelnen Proben ist für jede Rasse sehr gut, keiner der Mittelwerte eines Merkmals weicht von dem an allen Tieren errechneten Gesamtmittel so weit ab, daß eine mathematische Nachprüfung seiner Zuverlässigkeit notwendig ist. Die Ergebnisse der Wirbel- und Flossenstrahlenzählungen bestätigen also in vorzüglicher Weise die Richtigkeit der aus den Reifebestimmungen und Otolithenanalysen gefolgerten rassischen Unterschiede. Die Herbstlaicher weisen höhere Mittelwerte auf für die Merkmale Vert. S., D. und P., dagegen einen niedrigeren Wert für A. Die Differenzen sind sehr beträchtlich (0,4—1,0) und betragen das 5—8fache, bei

Tabelle 25.
Ammodytes tobianus.

| Gebiet | Vert. S. | | D. | | A. | | P. | |
|------------------------|----------|--------------------|-----|--------------------|-----|--------------------|-----|--------------------|
| | n | $M \pm m$ | n | $M \pm m$ | n | $M \pm m$ | n | $M \pm m$ |
| Frühjahrs- laicher: | | | | | | | | |
| Westl. Ostsee | 502 | $63,12 \pm 0,044$ | 108 | $53,50 \pm 0,104$ | 505 | $28,55 \pm 0,040$ | 504 | $12,17 \pm 0,023$ |
| Pommern | 233 | $63,20 \pm 0,070$ | 233 | $53,58 \pm 0,070$ | 233 | $28,83 \pm 0,061$ | 232 | $12,20 \pm 0,034$ |
| Ostpreußen | 226 | $63,25 \pm 0,076$ | 136 | $53,46 \pm 0,107$ | 226 | $28,74 \pm 0,065$ | 145 | $12,29 \pm 0,041$ |
| Max. Differenz | | $0,13 \pm 0,088$ | | $0,12 \pm 0,128$ | | $0,28 \pm 0,073$ | | $0,12 \pm 0,047$ |
| Ostsee | 961 | $63,17 \pm 0,033$ | 477 | $53,52 \pm 0,052$ | 786 | $28,66 \pm 0,033$ | 881 | $12,20 \pm 0,018$ |
| Nordsee | 274 | $63,09 \pm 0,057$ | 255 | $53,39 \pm 0,064$ | 286 | $28,11 \pm 0,044$ | 113 | $12,00 \pm 0,043$ |
| Differenz O.-N. | | $+ 0,08 \pm 0,066$ | | $+ 0,13 \pm 0,082$ | | $+ 0,55 \pm 0,055$ | | $+ 0,20 \pm 0,046$ |
| Herbstlaicher: | | | | | | | | |
| Westl. Ostsee | 154 | $63,49 \pm 0,094$ | 70 | $53,57 \pm 0,161$ | 154 | $28,10 \pm 0,075$ | 155 | $12,48 \pm 0,045$ |
| Pommern | 187 | $63,53 \pm 0,091$ | 93 | $53,57 \pm 0,140$ | 332 | $28,33 \pm 0,056$ | 156 | $12,54 \pm 0,045$ |
| Ostpreußen | 225 | $63,46 \pm 0,083$ | 225 | $53,58 \pm 0,083$ | 223 | $28,22 \pm 0,057$ | 293 | $12,51 \pm 0,039$ |
| Max. Differenz | | $0,07 \pm 0,123$ | | $0,01 \pm 0,163$ | | $0,23 \pm 0,094$ | | $0,06 \pm 0,064$ |
| Ostsee | 566 | $63,49 \pm 0,051$ | 388 | $53,38 \pm 0,066$ | 709 | $28,25 \pm 0,037$ | 604 | $12,51 \pm 0,022$ |
| Nordsee | 566 | $64,08 \pm 0,043$ | 160 | $54,19 \pm 0,090$ | 199 | $27,68 \pm 0,068$ | 253 | $12,47 \pm 0,035$ |
| Differenz O.-N. | | $- 0,59 \pm 0,067$ | | $- 0,61 \pm 0,112$ | | $+ 0,57 \pm 0,077$ | | $+ 0,04 \pm 0,041$ |

Differenzen der Herbstlaicher gegen die Frühjahrslaicher:

| | | | | |
|---------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| Nordsee | $+ 0,99 \pm 0,071$ | $+ 0,80 \pm 0,110$ | $- 0,43 \pm 0,081$ | $+ 0,47 \pm 0,055$ |
| Ostsee | $+ 0,32 \pm 0,061$ | $+ 0,05 \pm 0,084$ | $- 0,42 \pm 0,050$ | $+ 0,31 \pm 0,028$ |

der Wirbelzahl das 14fache des mittleren Fehlers, ihre Realität steht also außer Frage. Diese morphologischen Merkmale können gut zur Unterscheidung der beiden Rassen im Nordseegebiet dienen, besonders die Wirbelzahl ist hierzu sehr brauchbar. So bestätigt der Mittelwert 63,8, der an den zu Beginn des Jahres in den Hoofden gefangenen Jungfischen (S. 90) erhalten wurde, die bereits aus ihrer Größe geschlossene Zugehörigkeit zur Herbstasse.

Der Umstand, daß vor der Elbmündung vorwiegend die eine Rasse, bei Helgoland die andere Rasse vorkommt, begünstigte die Erkennung ihrer besonderen morphologischen Merkmale. Bei den Proben aus der Ostsee lagen die Verhältnisse schwieriger, da sich hier im allgemeinen Schwärme beider Rassen in der Strandregion aufhalten und die Fänge somit oft stark gemischt sind. Die Zahl der Tiere, die auf Grund des Zustandes der Gonade einer der beiden Laichgemeinschaften zugeordnet werden konnten, war in den Einzelproben meist zu gering, um repräsentative Mittelwerte für die Beschaffenheit der Rasse zu liefern. Es schien auch nicht ratsam, Teilproben aus verschiedenen Gebieten zusammenzufassen, da die Einheitlichkeit des Materials dadurch in Frage gestellt worden wäre. Ich hielt es vielmehr für sicherer, die Richtigkeit der Rassenanalyse mittels der Otolithen durch die Ergebnisse der Wirbel- und Flossenstrahlzählungen unter Beweis zu stellen. Die Erwartungen wurden vollauf erfüllt, denn die nach der Rassenzugehörigkeit aufgeteilten Proben, die zum größten Teil aus jugendlichen und unreifen Tieren bestehen, zeigen in den einzelnen Teilgebieten der Ostsee recht gute Übereinstimmung. Die Differenzen der

Mittelwerte sind mit wenigen Ausnahmen so geringfügig, daß keine Bedenken bestehen, die Teilproben gebietsweise zusammenzufassen.

Gegenüber dem Befunde in der Nordsee findet man in der Ostsee die Variabilität der Merkmale in bemerkenswerter Weise abgeändert. Die Rassen sind in morphologischer Hinsicht einander nähergerückt. Die Unterschiede im Merkmal P. sind um $\frac{1}{3}$, bei Vert. S. um $\frac{2}{3}$ zurückgegangen, bei D. ist die Differenz sogar ganz geschwunden. Nur beim Merkmal A. ist sie noch von gleicher Höhe wie in der Nordsee.

Die Merkmale verhalten sich also sehr verschieden. Wegen der grundsätzlichen Wichtigkeit seien die Mittelwerte und Unterschiedsbeträge noch einmal einander gegenübergestellt:

| | Nordsee | | | | Ostsee | | |
|----------|---------------------|------------------|-----------|----------|---------------------|------------------|-----------|
| | Frühjahrs- rasse | Herbst- rasse | Differenz | | Frühjahrs- rasse | Herbst- rasse | Differenz |
| Vert. S. | 63,09 | 64,08 | + 0,99 | Vert. S. | 63,17 | 63,49 | + 0,32 |
| D. | 53,39 | 54,19 | + 0,80 | D. | 53,52 | 53,58 | + 0,05 |
| P. | 12,00 | 12,47 | + 0,47 | P. | 12,20 | 12,51 | + 0,31 |
| A. | 28,11 | 27,68 | - 0,43 | A. | 28,66 | 28,25 | - 0,42 |

Beim Vergleich der Nordsee- und Ostseepopulationen ist folgendes festzustellen: Die Frühjahrsrasse ändert Vert. S. und D. nur unwesentlich, die an den Ostseetieren gewonnenen Mittelwerte sind nur um geringe Beträge höher (0,08 bzw. 0,13), die innerhalb der Fehlergrenzen liegen. Größer und nicht durch den Zufall der Proben bedingt sind die Zunahmen von P. (0,20) und namentlich von A. (0,55); beide sind statistisch durchaus gesichert. Bei der Herbst- und Winter- rasse hingegen tritt in der Ostsee eine Abnahme der Mittelwerte von Vert. S. und D. ein (um 0,59 bzw. 0,61), hingegen eine Zunahme bei A. (um 0,57), die sämtlich außerhalb der Fehlergrenzen liegen. Unverändert bleibt das Merkmal P. Besondere Beachtung verdient hierbei der Fang aus dem Seegebiet vor Kolberg vom August, der als einzige Ostseeprobe ausschließlich aus geschlechtsreifen Tieren einer einzigen Rasse, und zwar aus Herbstlaichern besteht. Die an ihnen errechneten Mittelwerte stimmen aufs beste mit den an unreifen und jugendlichen Fischen erhaltenen überein.

Die Annäherung der beiden Rassen in der Ostsee hinsichtlich der morphologischen Merkmale beruht also darauf, daß die Mittelwerte Vert. S. und D. bei der Frühjahrsrasse praktisch unverändert bleiben, bei der Herbst- und Winter- rasse sich um ein Beträchtliches senken, und daß der Wert P. bei der Frühjahrsrasse zunimmt, während er bei der Herbst- und Winter- rasse unverändert bleibt. Einzig das Merkmal A. erhöht sich bei beiden Rassen in der Ostsee um den gleichen Betrag (0,55—0,57), so daß der in der Nordsee festgestellte Unterschied auch in der Ostsee erhalten bleibt.

Bei diesen Vergleichen sind zunächst Unstimmigkeiten zwischen den verschiedenen Teilen der Ostsee außer acht geblieben. Eine Prüfung der Proben aus der westlichen Ostsee, Pommern und Ostpreußen ergibt im allgemeinen gute Übereinstimmung. Dies trifft besonders für die Herbst- und Winter- rasse zu, die morphologisch sehr einheitlich ist und in den untersuchten Ostseegebieten keine wesentlichen Änderungen der Merkmalsmittel aufweist. Bei der Frühjahrsrasse ist die Übereinstimmung der Proben nur bei den

Merkmale Vert. S. und D. befriedigend, dagegen lassen A. und P. eine Zunahme der Mittelwerte von Westen nach Osten erkennen. Allerdings überschreitet nur die bei A. gefundene höchste Differenz 0,28 die Fehlergrenze. Immerhin hat es den Anschein, daß

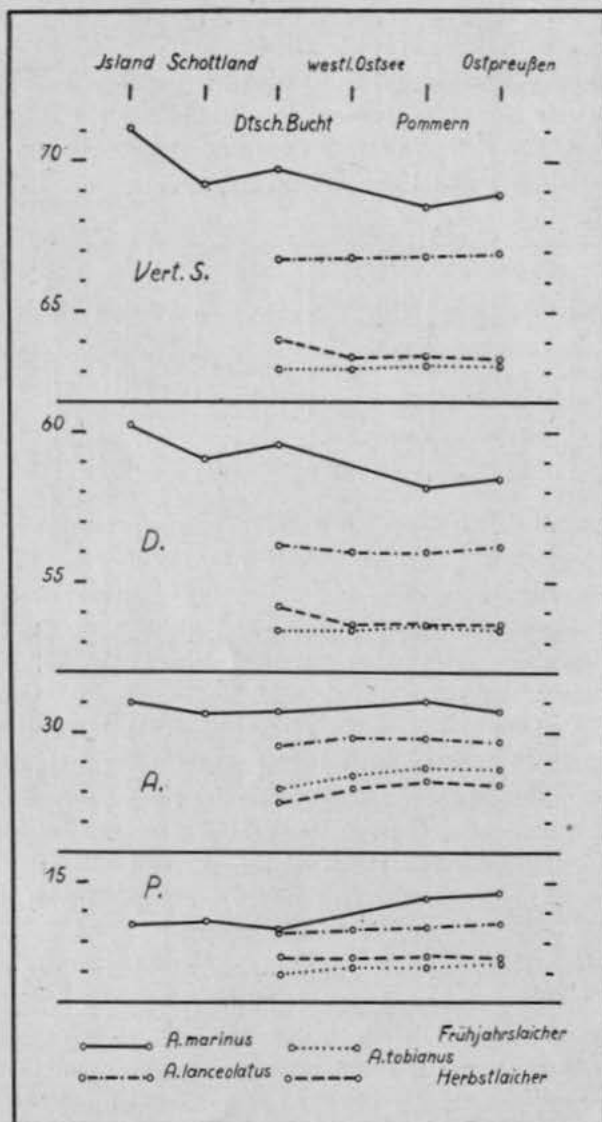


Abb. 25. Veränderungen der Mittelwerte für Vert. S., D., A. und P. bei der Gattung *Ammodytes* in Nord- und Ostsee.

sich die von der Nordsee zur Ostsee beobachtete Variabilitätsänderung dieser Merkmale in der Ostsee ostwärts fortsetzt.

Es ist nicht leicht, sich aus dieser verwirrenden Fülle von Mittelwerten ein klares Bild der Verhältnisse innerhalb der Gattung *Ammodytes* zu machen. Die graphischen Darstellungen (Abb. 25, 26) sollen hierfür eine Hilfe sein. Allerdings darf man nicht außer

acht lassen, daß die dargestellten Werte statistische Daten sind, die mit gewissen Fehlern behaftet sind. Gleichgroße Abstände sind also nicht stets auch gleich zu werten. Andererseits kann wiederum die vergleichende Betrachtung der Mittelwerte aller vier Formen wesentlich dazu beitragen, geringe Abweichungen zwischen den Populationen einzelner Gebiete doch als charakteristisch zu erkennen, die infolge des geringen Umfanges der Probe noch innerhalb der Fehlergrenzen liegen.

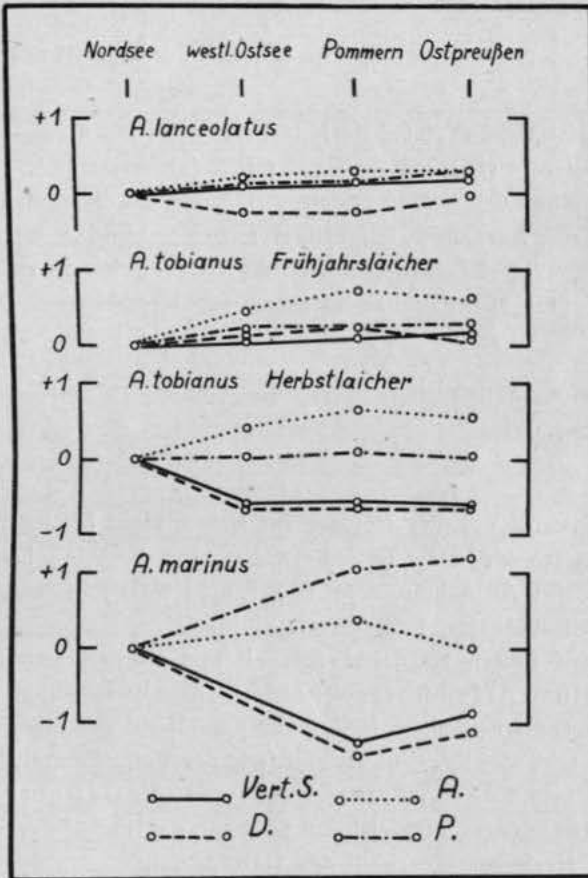


Abb. 26. Veränderungen der Mittelwerte von Vert. S., D., A. und P. bei den *Ammodytes*-Arten in der Ostsee gegenüber der Nordsee (Deutsche Bucht).

Abb. 25 zeigt in anschaulicher Weise die Lage der Mittelwerte in den Variationsbereichen der Gattung und die Veränderungen im Untersuchungsgebiet. In die Darstellung sind auch die von D. S. RAITT mitgeteilten Werte für *A. marinus* aus den schottischen Gewässern aufgenommen. Die drei Arten ordnen sich jeweils in der gleichen Folge; stets hat *A. marinus* die höchsten und *A. tobianus* die niedrigsten Werte, *A. lanceolatus* nimmt eine Mittelstellung ein.

Der Variationsbereich der Mittelwerte ist beim Merkmal Vert. S. am größten (63—71), bei D. kaum weniger groß (53—60); erheblich weniger umfangreich ist er beim Merkmal A.

(27—31), am beschränktesten bei P. (12—15). Je kleiner er ist, desto näher rücken die Arten aneinander; am Beispiel der Populationen in der Nordsee sei dies näher ausgeführt:

| | Vert. S. | D. | A. | P. |
|---------------------------------|------------|------------|------------|------------|
| <i>A. marinus</i> | 69,75 | 59,58 | 30,68 | 13,42 |
| Differenz | 3,02 | 3,34 | 1,13 | 0,09 |
| <i>A. lanceolatus</i> | 66,73 | 56,24 | 29,55 | 13,33 |
| Differenz | 2,65 | 2,05 | 1,44 | 0,86 |
| <i>A. tobianus</i> | 64,08 (H.) | 54,19 (H.) | 28,11 (F.) | 12,47 (H.) |

Für *A. tobianus* ist jeweils der höchste Mittelwert der Rassen gesetzt, für Vert. S., D. und P. die der Herbststrasse (H.), für A. der der Frühjahrsrasse (F.). *A. lanceolatus* hält nahezu die Mitte zwischen den beiden andern Arten, nur das Merkmal P. macht, wenigstens in der Nordsee, eine Ausnahme, es ist für *A. lanceolatus* und *A. marinus* nicht wesentlich verschieden. Besondere Beachtung dürfen die Unterschiede zwischen *A. marinus* und *A. tobianus* beanspruchen, die nachstehend für Nordsee und Ostsee zusammengestellt sind:

| Differenzen der Mittelwerte von Vert. S. | D. | A. | P. | |
|--|------|------|------|------|
| Nordsee | 5,67 | 5,39 | 2,57 | 0,95 |
| Ostsee | 5,12 | 4,65 | 2,31 | 1,98 |

Da sich die Mittelwerte von der Nordsee zur Ostsee nicht bei jeder Art gleichsinnig ändern, sind die Unterschiede in der Ostsee etwas geringer. Wie schon oft, macht auch hier das Merkmal P. eine Ausnahme, denn es verdoppelt die Differenz. Wieder sind für *A. tobianus* die jeweils höchsten Rassenwerte eingesetzt.

Diese Erörterungen führen zu der Frage, ob und wie weit sich die Variationsbereiche der einzelnen Arten überschneiden. Diese Feststellung ist für die Möglichkeiten, die Artzugehörigkeit eines Individuums an Hand der morphologischen Merkmale zu entscheiden, sehr wichtig. Eine Betrachtung der Variationspolygone (Abb. 27, 28) lehrt, daß jede Art mehr oder weniger weit in die Variationsbereiche der benachbarten Art übergreift. Das ist um so mehr der Fall, je geringer die gesamte Variationsbreite des Merkmals innerhalb der Gattung ist.

Auf die Mittelstellung von *A. lanceolatus* ist bereits hingewiesen worden; sie kommt in den graphischen Darstellungen besonders sinnfällig zum Ausdruck. Die Art hat die hohen Varianten mit *A. marinus*, die niedrigen mit *A. tobianus* gemeinsam, nicht eine einzige Variante ist ihr allein vorbehalten. Für die Merkmale A. und P. ist nicht einmal eine Variante zu nennen, die in der großen Mehrzahl der Fälle den Träger als *A. lanceolatus* kennzeichnet. Das trifft nur für Vert. S. 66—67 und D. 56 zu, die selten an Exemplaren der anderen Arten gezählt werden.

Etwas eingehender müssen wir uns mit den Verhältnissen bei *A. marinus* und *A. tobianus* befassen, da hier den Wirbel- und Flossenstrahlenzahlen systematische Bedeutung zukommt. Wie bereits die mehrere Einheiten betragenden Differenzen der Mittelwerte andeuten, sind die am häufigsten auftretenden Varianten von Vert. S. und D. jeder

Art eigentümlich und werden bei der andern nicht gefunden. Dies gilt erst recht, und unbeschränkt bei allen Merkmalen, für die extremen Werte, d. h. für die niedrigsten Varianten von *A. tobianus* und die höchsten von *A. marinus*. Aber die einander zugekehrten Schenkel der Variationspolygone zeigen durch die Überschneidung an, daß bei allen Merkmalen, und zwar besonders häufig bei A. und P., Varianten vorkommen, die beiden Arten gemeinsam sind. Dies wird aus der folgenden Aufstellung ersichtlich:

| | Variationsbereich. | | | |
|------------------------------|--------------------|-------|-------|-------|
| | Vert. S. | D. | A. | P. |
| Nordsee: | | | | |
| <i>A. marinus</i> | 67–72 | 58–61 | 29–33 | 12–15 |
| <i>A. tobianus</i> | 61–68 | 51–57 | 24–30 | 10–14 |
| Gemeinsam | 67–68 | — | 29–30 | 12–14 |
| Ostsee: | | | | |
| <i>A. marinus</i> | 65–72 | 56–61 | 29–33 | 13–16 |
| <i>A. tobianus</i> | 60–67 | 49–58 | 24–32 | 11–14 |
| Gemeinsam | 65–67 | 56–58 | 29–32 | 13–14 |

Bei den gemeinsamen Werten handelt es sich jedoch zumeist um extrem hohe (*A. tobianus*) bzw. niedrige Varianten (*A. marinus*), die ziemlich selten auftreten. Nach dem vorliegenden Material entfallen die folgenden Prozentsätze auf solche Exemplare, die in den Variationsbereich der anderen Art zu liegen kommen:

| | Vert. S. | D. | A. | P. |
|---------|----------|---------|-----------|-----------|
| Nordsee | 1,7–0 | 0 —0 | 8,5–10,1 | 53,0–16,8 |
| Ostsee | 3,8–1,4 | 5,2–3,6 | 14,5–23,2 | 3,7–2,6 |

Die Zahlen beziehen sich auf ein Gemisch, das zu gleichen Teilen aus *A. marinus* und *A. tobianus* besteht, sind also unmittelbar aus den Abb. 27 und 28 abzulesen. Bei jedem Merkmal liegen der erstgenannten Zahl die Variationsreihen der Herbststrasse, der zweiten die der Frühjahrsrasse zugrunde. Das Fehlen gemeinsamer Varianten bei D. in der Nordsee erklärt sich wohl aus der geringen Anzahl der untersuchten *A. marinus*, wie denn überhaupt die Wahrscheinlichkeit, auf Extremwerte zu stoßen, mit dem Umfang der Proben zunimmt.

Ganz allgemein ist festzustellen, daß die Merkmale Vert. S. und D. zur Unterscheidung der beiden Arten sehr brauchbar sind, da nur wenige Fälle vorkommen, die unklar bleiben, und zwar in der Ostsee häufiger als in der Nordsee. Weniger erfolgreich ist die Trennung mittels A., da in der Nordsee bis zu 10%, in der Ostsee sogar über 20% unbestimmbar sein können. Ganz ungeeignet ist das Merkmal P. in der Nordsee, vor allem wenn ein Gemisch von Herbstlaichern und *A. marinus* vorliegt. Um so überraschender ist, daß dieses Merkmal in der Ostsee recht gute Dienste leisten kann.

Keines der untersuchten morphologischen Merkmale gestattet jedoch die vollständige Sonderung der beiden Arten, stets können einige unbestimmbare

Exemplare übrigbleiben. Hier erhebt sich sogleich die Frage, ob nicht in solchen Fällen durch Heranziehen eines weiteren Merkmals die Artzugehörigkeit entschieden werden kann. Dies ist jedoch nur dann möglich, wenn beide Merkmale unabhängig voneinander variieren und vor allem keine positive Korrelation vorliegt. Auch im Hinblick auf die

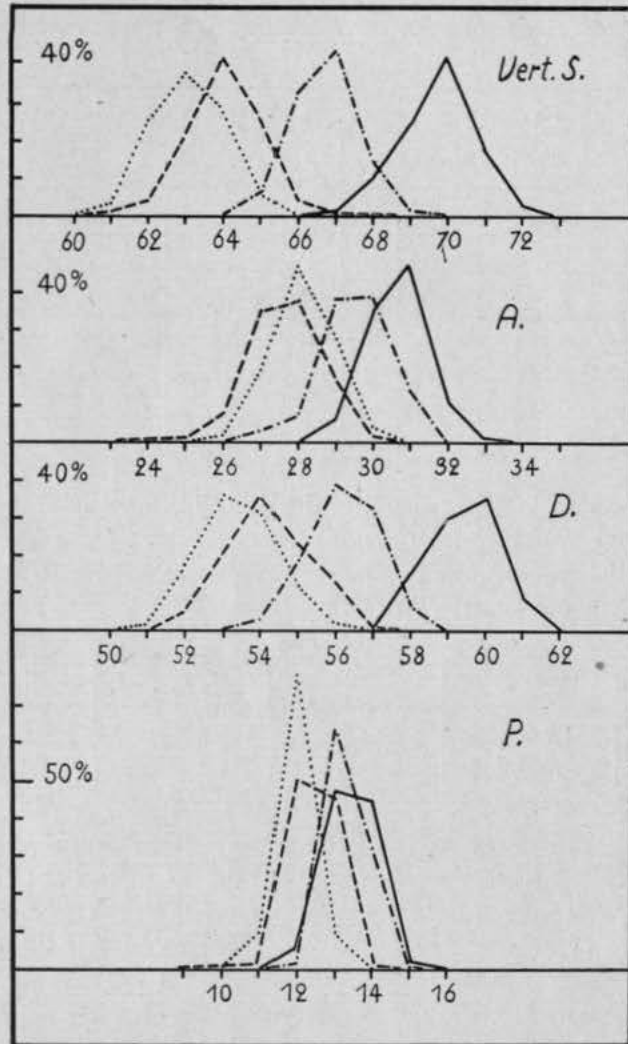


Abb. 27. Variationspolygone der *Ammodytes*-Arten in der Nordsee.

..... *A. tobianus* Frühjahrslaicher, - - - - - *A. tobianus* Herbstlaicher,
 - · - · - · *A. lanceolatus*, ——— *A. marinus*.

Variationsänderungen innerhalb des Verbreitungsgebietes der Arten ist die Prüfung der Merkmale auf Korrelationen von Interesse. Derartige Untersuchungen geben die Möglichkeit, die Gleichartigkeit bzw. Ungleichartigkeit der Mittelwertänderungen der drei Arten in Zusammenhang mit Korrelationserscheinungen zu bringen.

2. Korrelationen zwischen Flossenstrahlen- und Wirbelzahlen.

Wenn man für jedes Tier die einzelnen Merkmale nacheinander bestimmt und notiert, so fällt es bald auf, daß häufig hohe Wirbelwerte mit einer hohen Strahlenzahl in der Dorsal- und Analflosse zusammengehen, und das gleiche gilt auch von niedrigen Werten,

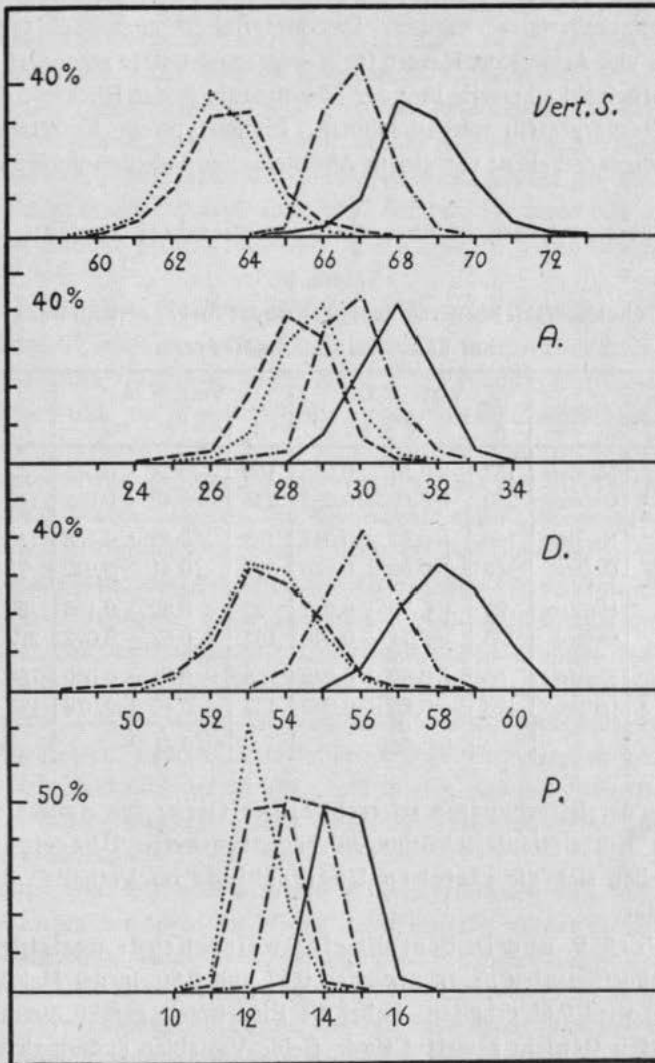


Abb. 28. Variationspolygone der *Ammodytes*-Arten in der Ostsee.

..... *A. tobianus* Frühjahrs-laicher, - - - - - *A. tobianus* Herbst-laicher,
 ——— *A. lanceolatus*, ——— *A. marinus*.

während die Strahlenzahl in der Brustflosse nicht in auffälliger Weise mit den übrigen Merkmalen kovariiert. Durch die Anordnung des Zahlenmaterials in Korrelationstabellen und Berechnung des Korrelationskoeffizienten r wurden die Beziehungen zwischen den Merkmalen näher erforscht. Da ich anfangs die Zählungen nicht für das Einzeltier

gesondert ausführte, sondern an allen Tieren einer Proben erst das eine Merkmal und dann das andere bestimmte, sind nur von einem Teil des Materials die gegenseitigen Beziehungen bekannt. Auch hierbei ergaben sich im Verlauf der Untersuchungen neue Fragen und Ausweitungen der Problemstellung, auf die dann bei der Bearbeitung weiterer Proben Rücksicht genommen wurde. Deshalb kann nur ein Teil der Variationsreihen für Korrelationsrechnungen ausgewertet werden. Das Material ist aber doch soweit vollständig, daß bei fast allen vier Arten bzw. Rassen für Nordsee und Ostsee gesondert die Beziehungen zwischen der Wirbelzahl einerseits und der Strahlenzahl in der Rücken-, After- und Brustflosse andererseits dargestellt werden können. Einige typische Korrelationstabellen sind auf S. 142–145 wiedergegeben; von einem Abdruck aller Tabellen mußte Abstand genommen werden.

Zunächst folgt eine Übersicht über die Korrelationskoeffizienten:

Tabelle 26.
Korrelationskoeffizienten für Wirbel- und Flossenstrahlenzahlen
bei der Gattung *Ammodytes*.

| Art | Gebiet | Vert. S./D. | | Vert. S./A. | | Vert. S./P. | |
|--|---------|-------------|-------------------|-------------|-------------------|-------------|-------------------|
| | | n | $r \pm m_r$ | n | $r \pm m_r$ | n | $r \pm m_r$ |
| <i>A. tobianus</i> , Frühjahrsrasse | Nordsee | 157 | $+0,57 \pm 0,056$ | 160 | $+0,24 \pm 0,075$ | | |
| | Ostsee | 259 | $+0,69 \pm 0,033$ | 229 | $+0,43 \pm 0,051$ | 140 | $-0,08 \pm 0,084$ |
| <i>A. tobianus</i> , Herbststrasse | Nordsee | 160 | $+0,67 \pm 0,043$ | 163 | $+0,42 \pm 0,065$ | 150 | $+0,12 \pm 0,062$ |
| | Ostsee | 388 | $+0,69 \pm 0,026$ | 389 | $+0,41 \pm 0,042$ | 73 | $-0,18 \pm 0,113$ |
| <i>A. marinus</i> | Nordsee | 23 | $+0,75 \pm 0,092$ | 26 | $+0,60 \pm 0,126$ | 27 | $-0,35 \pm 0,169$ |
| | Ostsee | 105 | $+0,71 \pm 0,048$ | 105 | $+0,52 \pm 0,072$ | 217 | $+0,06 \pm 0,068$ |
| <i>A. lanceolatus</i> | Nordsee | 55 | $+0,80 \pm 0,048$ | 55 | $+0,52 \pm 0,099$ | 55 | $+0,18 \pm 0,132$ |
| | Ostsee | 123 | $+0,65 \pm 0,052$ | 123 | $+0,40 \pm 0,076$ | 123 | $-0,01 \pm 0,090$ |
| Gewogenes Mittel | | | $+0,68$ | | $+0,41$ | | $+0,01$ |

Das Ergebnis der Berechnungen ist recht einheitlich: Die *Ammodytes*-Arten zeigen hinsichtlich der Korrelationserscheinungen bemerkenswerte Übereinstimmung, bei jeder Form ergeben sich die gleichen Unterschiede im Verhalten der untersuchten drei Merkmalspaare.

Zwischen Vert. S. und D. besteht eine weitgehende positive Korrelation. Die Korrelationskoeffizienten liegen zwischen 0,57 und 0,80, in der Mehrzahl um 0,7; als gewogenes Mittel wird 0,68 erhalten, wobei die Einzelwerte gemäß ihrem durch die Zahl der Tiere bedingten Gewicht gewertet sind. Beide Variablen ändern sich in der gleichen Richtung; nimmt die Wirbelzahl um 1 zu, so wächst die Strahlenzahl in D. um etwa 0,7, um den gleichen Betrag erhöht sich im Durchschnitt die Wirbelzahl, wenn die Strahlenzahl um 1 größer ist. Auch diese Daten sind Mittelwerte, von denen einzelne Populationen etwas abweichen. Es würde aber zu weit führen, im einzelnen hierauf einzugehen, zumal die Fehlergrenzen der Korrelationskoeffizienten und damit auch der Regressionen in Rechnung gestellt werden müssen.

Auch die Änderungen von Vert. S. und A. stehen in positiver Korrelation zueinander. Die Koeffizienten schwanken von 0,24 bis 0,60, das gewogene Mittel beträgt

0,41. Die Zunahme um 1 Wirbel ist mit einer Erhöhung der durchschnittlichen Analflossenstrahlenzahl von 0,4 verbunden, der Vermehrung der letzteren um 1 entspricht eine Vermehrung der Wirbelzahl um 0,5.

Dieser deutlichen Kovariation der Strahlenzahl in den Flossensäumen mit der Wirbelzahl steht das Fehlen einer bestimmt gerichteten und allen Formen gemeinsamen Korrelation zwischen der Strahlenzahl in der Brustflosse und der Wirbelzahl gegenüber. Die hierfür erhaltenen Korrelationskoeffizienten sind teils positiv, teils negativ; einige sind so klein, daß sie eine Beziehung zwischen den beiden Variablen vermissen lassen, andere sind wohl größer (0,2—0,35), aber keiner dieser Werte ist durch die Fehlerrechnung gesichert, da sie nur wenig größer als der doppelte mittlere Fehler sind. Das gewogene Mittel aus allen Werten ist praktisch gleich null. Man darf daraus den Schluß ziehen, daß das Merkmal P. unabhängig von Vert. S. variiert.

In den Fällen, in denen die Artzugehörigkeit eines Individuums nicht an der Wirbelsumme mit Sicherheit erkannt werden kann, ist auch von der Hinzuziehung der Strahlenzahl in der Dorsal- und Analflosse wegen der z. T. ziemlich großen positiven Korrelation keine wesentliche Hilfe zu erwarten. Mit großer Wahrscheinlichkeit werden solchen strittigen Wirbelwerten auch Strahlenzahlen zugeordnet sein, die ebenfalls dem gemeinsamen Variationsbereich angehören. Anders steht es mit der Strahlenzahl in den Brustflossen, die ziemlich unabhängig von der Wirbelzahl variiert. Es wurde bereits dargelegt, daß dieses Merkmal nur in der Ostsee zur Trennung der beiden Arten brauchbar ist. Hier ist es durchaus geeignet, die Zahl der auf Grund der Wirbelsumme unbestimmbaren Exemplare weiter einzuengen. So wurden bei einigen *A. tobianus* mit 65—66 Wirbeln P. 12—13 gezählt, bei *A. marinus* mit den gleichen Wirbelzahlen P. 14—15; in diesem Falle hilft die Zählung der Strahlenzahlen in der Brustflosse, die Arten zu scheiden.

Die Feststellung, daß zwischen der Wirbelzahl und der Strahlenzahl in den unpaaren Dorsal- und Analflossen positive Korrelationen bestehen, dagegen keine Korrelationen zwischen der Wirbelzahl und der Strahlenzahl in den paarigen Brustflossen, ist auch in anderer Hinsicht bemerkenswert. Dieses ungleiche Verhalten ist vielleicht entwicklungs-geschichtlich begründet.

Die Bildung der Wirbel wie der Strahlen in den Flossensäumen erfolgt streng metamer. Die aus je zwei Bögen entstehenden Wirbel der Teleostier werden intermetamer angelegt, indem der caudale Bogen eines Metamers mit dem cranialen Bogen des darauffolgenden Metamers verschmilzt. Die dorsalen und ventralen Dornfortsätze kommen somit in die bindegewebigen Myocommata zu liegen, die die Myomeren trennen. Andererseits entsenden die Myotome paarige Muskelknospen in die embryonalen Flossensäume, die zwischen sich aus Mesenchymzellen einen Flossenstrahl entstehen lassen. Die Flossenstrahlenträger sind wiederum genetisch als abgesonderte Teile der Dornfortsätze aufzufassen. Im Laufe der weiteren Entwicklung kann zwar eine Verschiebung der Flossenstrahlen auftreten und die ursprünglich vorhandene metamere Anordnung stören, so daß mehr als 1 Flossenstrahl mit Träger zwischen je 2 Dornfortsätzen zu liegen kommen. Die Gliederung der Wirbelsäule wie der unpaaren Flossensäume sind also gleichermaßen Ausdruck der Metamerie des Fischkörpers, wodurch vielleicht die Kovariation erklärt wird. Die Zahl der sich an der Bildung der Rücken- und Afterflosse beteiligenden Myotome

variiert mit der Gesamtzahl der Metamere, die auch für die Zahl der sich entwickelnden Wirbel bestimmend ist.

Bei den Brustflossen ist eine solche Abhängigkeit der Strahlenszahl von der Wirbelsumme und damit von der Metamerie nicht vorhanden. Dieser Umstand lenkt die Aufmerksamkeit auf die Frage, wie die Entstehung der paarigen Flossen, d. h. allgemein der Gliedmaßen der Wirbeltiere, zu erklären ist. Hier stehen einander zwei Anschauungen gegenüber, die Archipterygium-Theorie von GEGENBAUR und die von einer Reihe von Forschern ausgearbeitete Seitenfaltentheorie. Wohl beteiligen sich auch bei der Bildung der paarigen Flossen eine Anzahl Myotome durch Abzweigung paariger Muskelknospen, zwischen denen später die Flossenstrahlen entstehen. Aber der Bezirk, innerhalb dessen die Myotome zur Bildung der Flossenstrahlen herangezogen werden, ist offenbar in erster Linie bestimmt durch die Lage des Organs und durch die dabei mit beteiligten Stützknochen. Diese entstehen aus einer Basalplatte, die sich im Bereich der an der Bildung der Extremität beteiligten Metameren anlegt. Im Hinblick auf den Widerstreit der Ansichten über die Herkunft der paarigen Extremitäten der Wirbeltiere können vielleicht weitere Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wirbelzahl und Flossenstrahlenzahl neue Gesichtspunkte beibringen, die auf bedeutungsvolle Unterschiede zwischen den paarigen und unpaaren Flossen hinweisen.

Die Korrelationen zwischen einzelnen Merkmalen treten auch bei den Veränderungen der Mittelwerte im Verbreitungsgebiet der Arten in Erscheinung. In Abb. 26 sind die Mittelwerte der untersuchten Merkmale für die Populationen in der Nordsee und in den drei Abschnitten der Ostsee graphisch dargestellt. Ausgangspunkt hierbei ist für jede Art bzw. Rasse der Befund in der Nordsee (Deutsche Bucht). Die Abweichungen der Mittelwerte in der Ostsee rufen eine mehr oder weniger starke Neigung und Divergenz der verbindenden Linien hervor, wobei Anstieg eine Zunahme, Abstieg eine Verminderung des Mittelwertes ausdrücken. Für jede Art wurden so vier Merkmalskurven erhalten, die von einem gemeinsamen Punkt ausgehen und die Veränderungen im Ostseeraum veranschaulichen. Das Diagramm dient damit zugleich zum Verständnis der Ausführungen auf S. 120–124.

Bei *A. lanceolatus* und der Frühjahrsrasse von *A. tobianus* verlaufen die Linien in geringem Abstand voneinander, da die Abweichungen in der Ostsee nicht erheblich sind. Das Material reicht bei der erstgenannten Art nicht aus, um eine morphologische Verschiedenheit der Populationen in Nord- und Ostsee statistisch nachzuweisen, bei den Frühjahrslaichern hält sich die Zunahme der Mittelwerte für A. und P. in engen Grenzen. Erheblich größer sind die Abweichungen bei der Herbst rasse von *A. tobianus*, am größten bei *A. marinus*, wie die starke Divergenz der Linien anzeigt.

Die in der Nordsee gefundenen Mittelwerte werden in der Ostsee, sofern sie nicht unverändert bleiben, über- bzw. unterschritten. Dabei treten Korrelationserscheinungen klar hervor. Die Veränderungen von Vert. S. und D. erfolgen gleichsinnig und um die gleichen Beträge. Die jeder Population zugehörigen Mittelwerte liegen dicht beieinander, und die sie verbindenden Kurven decken sich nahezu, sei es nun, daß es sich um Konstanz der Merkmale handelt (*A. tobianus* Frühjahrs laicher) oder um Abnahme (*A. marinus*, *A. tobianus* Herbst laicher). Demgegenüber zeigt das Merkmal A. weitgehende Unabhängigkeit, der Mittelwert läßt eine Kovariation mit denen von

Vert. S. und D. vermissen. Er kann konstant bleiben bei verändertem Vert. S. und D. (*A. marinus*) oder in der Ostsee zunehmen bei gleichbleibendem Vert. S. und D. (*A. tobianus* Frühjahrslaicher) bzw. bei Abnahme dieser Merkmale (*A. tobianus* Herbstlaicher). Das gleiche gilt für das Merkmal P., dessen Mittelwert konstant ist oder sich nur mäßig erhöht mit Ausnahme der Art *A. marinus*, die in der Ostsee erheblich höhere Mittelwerte aufweist. Die Veränderungen sind denen von Vert. S. und D. entgegengesetzt, hier liegt also ein Fall negativer Korrelation vor.

Der Vergleich dieser einander so ähnlichen Angehörigen der Gattung *Ammodytes* zeigt, wie ungleich sich die Variation solcher zählbarer körperlicher Merkmale über ein größeres Meeresgebiet hin ändern kann. Ich hatte eine größere Gleichmäßigkeit in den Veränderungen der Mittelwerte erwartet. Diese Erfahrung läßt wenig Hoffnung, allgemein gültige Gesetzmäßigkeiten aufzufinden, denen diese Veränderungen unterliegen und die auf ihre Ursachen hinweisen. Offenbar reagiert jede Art gemäß ihrem Erbgut und ihrer Empfänglichkeit gegenüber den mannigfachen Einflüssen der Umwelt in besonderer Weise. Dabei darf nicht außer acht gelassen werden, daß die äußeren Verhältnisse während der Entwicklung der Jugendstadien, d. h. zur Zeit der Ausbildung der Wirbel und Flossen, bei den einzelnen Formen der Jahreszeit entsprechend recht unterschiedlich sind. Beachtenswert scheint mir folgende Feststellung: Bei jedem Merkmal beobachtet man beim Übergang von der Nordsee zur Ostsee sowohl Konstanz und Zunahme wie Konstanz und Abnahme der Mittelwerte innerhalb der Gattung, jedoch in keinem Fall Zunahme und Abnahme. Sofern eine Veränderung des Mittelwertes eintritt, erfolgt diese bei allen Arten in der gleichen Richtung. Vert. S. und D. zeigen in solchen Fällen Abnahme, A. und P. Zunahme.

Eine Reihe von Arbeiten beschäftigt sich mit den Variabilitätsänderungen der Flossenstrahlen- und Wirbelzahlen im Bereich der Nord- und Ostsee bei verschiedenen Fischen (Dorsch, Scholle, Flunder, Kliesche, Hering, Sprott, *Gobius*, *Cottus*). Man hat sie öfters mit dem Salzgehalt und der Temperatur in Verbindung gebracht. Zur Klärung dieser Fragen müßten derartige Variationsstudien auf eine möglichst breite Grundlage gestellt werden und eine größere Zahl verwandter Formen erfassen. Bei dem Umfang des Problems kann an dieser Stelle darauf nicht näher eingegangen werden, ich mußte mich darauf beschränken, weiteres Beobachtungsmaterial hierzu beizubringen.

Das gleiche gilt auch für die Frage, ob man berechtigt ist, auf Grund der Variabilitätsunterschiede für einzelne der untersuchten Gebiete verschiedene Rassen innerhalb der Arten aufzustellen. Offensichtlich ist die gleitende Variabilität der zählbaren morphologischen Merkmale ihr charakteristisches Kennzeichen. Sie ist bei der einen Art stärker, bei anderen schwächer ausgeprägt; so neigt von der Gattung *Ammodytes* die Art *A. marinus* in besonders hohem Maße dazu, *A. lanceolatus* am wenigsten. Im gesamten Tier- und Pflanzenreich gibt es unzählige Beispiele dafür, daß meß- und zählbare morphologische Merkmale in ähnlicher Weise wie die Flossenstrahlen- und Wirbelzahlen der Fische regional variieren und den Anlaß bilden, eine Anzahl geographischer Rassen zu unterscheiden. Eines ihrer wesentlichsten Merkmale ist, daß sie in der Regel nicht deutlich voneinander abgegrenzt sind, sondern Übergänge aufweisen.

Die Verhältnisse liegen bei den Meeresfischen mit ihren sehr ausgedehnten Verbreitungsgebieten offensichtlich ähnlich. Es wird mit von der Mühe abhängen, die man auf derartige

Untersuchungen verwendet, und von der Zahl der Merkmale, auf die man die Populationen prüft, ob man ausreichende Anhaltspunkte findet, auf Grund von Variabilitätsunterschieden geographische Rassen aufzustellen. Dies ist im allgemeinen um so leichter, je weiter entfernt voneinander die Wohngebiete der untersuchten Populationen liegen, da man in solchen Fällen mit größeren Differenzen der Mittelwerte rechnen kann. Je mehr Zwischengebiete man in die Untersuchung einbezieht, desto weniger deutlich werden die Unterschiede, und nicht diese, sondern die Feststellung der gleitenden Verschiebung der Mittelwerte tritt dann in den Vordergrund. Über ihre inneren und äußeren Ursachen sind wir noch durchaus im Unklaren, wenn man in letzter Zeit auch neben der erblichen Gebundenheit der Merkmale dem gestaltenden Einfluß der Umweltverhältnisse zunehmende Bedeutung beimißt.

Zusammenfassung.

Die Entdeckung einer für unser Faunengebiet neuen *Ammodytes*-Art war der Anlaß, die Fortpflanzungsverhältnisse der Gattung *Ammodytes* im Küstengebiet der Nord- und Ostsee einem gründlichen Studium zu unterziehen, da die Unklarheiten insbesondere über die Laichzeit von *A. tobianus* L. noch nicht geklärt schienen. Neben Reifeuntersuchungen an erwachsenen Tieren wurden auch das Auftreten der Jugendformen und der Wachstumsverlauf eingehend untersucht. Da sich die neue Art *A. marinus* RAITT von der ihr sehr ähnlichen, bisher allein bekannten Art *A. tobianus* vor allem durch höhere Wirbel- und Flossenstrahlzahlen unterscheidet, wurde der Variabilität dieser Merkmale bei beiden Arten und der dritten der heimischen *Ammodytes*-Arten, *A. lanceolatus* LESAUV., besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Die über ein Jahr hin ausgeführten Reifeuntersuchungen an Fangproben, die in wechselnden Anteilen aus den drei Arten bestanden, ergaben für die an äußeren Merkmalen leicht kenntliche Art *A. lanceolatus* in Bestätigung früherer Untersuchungen, daß ihre Laichzeit vorwiegend im Juni/Juli liegt. In dem nach ihrer Aussonderung verbleibenden Gemisch von *A. tobianus* und *A. marinus* wurden fast zu allen Zeiten des Jahres geschlechtsreife Tiere gefunden, worauf sich früher die Meinung von der lang ausgedehnten Laichzeit der Art *A. tobianus* gründete. Im Verlauf der Untersuchungen hoben sich deutlich drei Laichperioden hervor: Sehr früh im Jahr, im Januar und Februar, wahrscheinlich schon vorher beginnend, laicht *A. marinus*, im Frühjahr (März—Mai) und dann wieder im Spätsommer (August—September) schreitet *A. tobianus* zur Fortpflanzung. Diese doppelte Laichzeit findet ihre Erklärung im Vorhandensein zweier Saisonrassen.

Aus den Reifeanalysen können gewisse Schlüsse auf die Dauer der Eireifung gezogen werden. Sie verläuft in der warmen Jahreszeit rascher als in der kalten. So ist sie bei *A. lanceolatus* und den Herbstlaichern von *A. tobianus* in 3—4 Monaten vollendet, bei der Frühjahrsrasse dagegen zieht sie sich über den Winter hin und währt 7 Monate. Andererseits regenerieren die Ovarien der Frühjahrslaicher in der warmen Jahreszeit viel rascher als die der Herbst- und Winterlaicher.

Das ganze Jahr über findet man Jugendstadien von *Ammodytes* vor, in besonders großer Menge in den ersten Monaten des Jahres. Man hielt sie früher für die Brut von

A. tobianus mit Ausnahme der in den Sommermonaten auftretenden Larven, die man *A. lanceolatus* zuschrieb. Die Jugendstadien dieser Art sind an kleinen Zähnnchen am Oberkiefer leicht zu erkennen. Auch die Larven von *A. marinus* weisen besondere Artmerkmale auf, die auf charakteristischer Anordnung des Pigments beruhen. Bei dieser Art sind die Jugendstadien aus der Ostsee wesentlich schlanker als gleichgroße Exemplare aus der Nordsee und solche von *A. tobianus* und stehen ihnen in der Entwicklung nach.

Die Brut von *A. marinus* tritt in der Ostsee ab Dezember/Januar auf und erreicht im Februar größte Häufigkeit. Sie bevölkert die ausgedehnten Tiefengebiete. Bemerkenswert ist die große Variationsbreite ihrer Länge im März im Bornholmbecken, was auf eine lange Laichzeit hinweist. In der südlichen Nordsee erscheinen die Larven ab Februar in größerer Menge. Ihr Hauptverbreitungsgebiet bildet in der Deutschen Bucht das Tiefengebiet zwischen der 20 m- und der 40 m-Linie. In der nördlichen Nordsee tritt die Brut erst von Monat März ab auf. Aus dem Vorkommen kleiner Jugendstadien von *Ammodytes* in den ersten Monaten des Jahres darf man schließen, daß sich das Verbreitungsgebiet der Art bis in den westlichen Kanal, in der Ostsee bis in die finnischen Gewässer erstreckt.

Ende Mai erscheint in den Küstengewässern die Frühjahrsbrut von *A. tobianus*. Ihre Häufigkeit und Verbreitung wurde eingehend im Gebiet von Rügen und der Pommerschen Bucht untersucht. Aus der Deutschen Bucht und anderen Gebieten der Nordsee liegen darüber nur wenige Beobachtungen vor. Die Brutplätze der Frühjahrslaicher liegen offenbar im unmittelbaren Küstenbereich, dem man bisher hinsichtlich der Fischbrut wenig Beachtung geschenkt hat.

Die Herbstbrut von *A. tobianus* wurde im September und Oktober an einzelnen Plätzen der Ostsee in größerer Zahl angetroffen. In der Nordsee wurde sie im Oktober/Januar in der offenen See (Dogger-Bank, Flämische Bucht) festgestellt.

Aus Larvenfunden im Frühjahr und Herbst darf man folgern, daß die beiden Rassen von *A. tobianus* allenthalben in Nord- und Ostsee bis in den westlichen Kanal und zur finnischen Küste vorkommen.

Die bisher erhaltenen Fänge an Jugendstadien von *A. lanceolatus* aus Ost- und Nordsee genügen nicht, um das Verbreitungsgebiet der Brut näher zu umgrenzen. Es ist in der Nordsee nicht auf die küstennahen Gewässer beschränkt. Nachgewiesen wurden sie in den Monaten Juli bis September. Sie sind nicht so häufig wie die der beiden verwandten Arten, nur im westlichen Kanal übertreffen sie die Brut von *A. tobianus* erheblich an Zahl.

Die Saisonrassen des kleinen Sandaals bilden in unsern Gewässern die bisher einzige Parallele zu den Saisonrassen des Herings. Es gelang, auch außerhalb der Laichzeiten und bei jugendlichen Tieren die Rassenzugehörigkeit individuell festzustellen, da jeder Fisch einen Ausweis darüber in Gestalt der Otolithen mit sich führt. Er ist nicht nur zur Altersbestimmung, sondern auch zur Ermittlung der Geburtszeit brauchbar. Nach seiner Struktur sind zwei Typen zu unterscheiden, die den Frühjahrs- und Herbstlaichern zugeordnet werden konnten. Der Otolith erwies sich den Schuppen gegenüber in dieser Hinsicht als überlegen, die zwar auch Wachstumszonen zeigen, aber erst bei einer Länge des Fisches von 5—6 cm angelegt werden. Deshalb kommen auf ihr die ersten Monate der Entwicklungszeit, die für die Unterscheidung der beiden Rassen von großer Wichtigkeit sind, nicht zur Abbildung.

Mit der Verwendbarkeit der Otolithen zur Trennung der Arten *A. marinus* und *A. tobianus* und seiner beiden Rassen waren die Voraussetzungen geschaffen, den Wachstumsverlauf der drei Formen gesondert zu verfolgen. Sie zeigen annähernd gleiches Wachstum; die Hauptlängen liegen in der Ostsee zu Beginn des 2. Lebensjahres bei 10–11 cm, des 3. Lebensjahres bei 15 cm. Am Ende des 3. Lebensjahres werden die Endlängen erreicht, die in der Ostsee 17–18 cm, in der Nordsee 20 cm betragen. Bei *A. lanceolatus* schreitet das Wachstum weiter fort und führt im 4. und 5. Lebensjahr zu erheblich größeren Längen. Im allgemeinen wächst *Ammodytes* in der Nordsee rascher als in der Ostsee.

In den Laichfischschwärmen von *A. tobianus* und *A. marinus* kommen auf 100 zweijährige Tiere etwa 6–15 dreijährige. Verhältnismäßig wenig Fische gelangen also zum 2. Mal zur Fortpflanzung, und eine dreimalige Laichtätigkeit ist wohl eine Ausnahme. Unter *A. lanceolatus* wurden häufiger ältere Fische von 3 und 4 Jahren gefunden.

A. marinus ist eine Hochseeform; in Proben aus dem Küstenbereich der Deutschen Bucht (Cuxhaven) wurde sie nicht festgestellt, in der Ostsee kommt sie, nach Osten in zunehmendem Maße, auch in Strandfängen vor. Die große Häufigkeit und weite Verbreitung der Jugendstadien zeigen, daß diese Art die Nord- und Ostsee in riesiger Individuenzahl bevölkert.

A. tobianus ist demgegenüber als Küstenform anzusehen. Die wesentlich geringere Häufigkeit der Brut und die weniger große Ausdehnung der Gebiete ihres Vorkommens weisen darauf hin, daß diese Art an Volkszahl hinter *A. marinus* weit zurücktritt.

In der Ostsee findet man am selben Fangplatz häufig die Angehörigen beider Rassen in größerer Zahl. In der Deutschen Bucht zeigt sich dagegen eine deutliche räumliche Sonderung. Die Frühjahrslaicher wurden in Küstennähe festgestellt, die Herbstlaicher weiter seewärts in der Umgebung Helgolands; die Beimischung der anderen Rasse betrug jeweils nur wenige Prozent.

A. lanceolatus ist im Küstengebiet wie auch in offener See verbreitet und steht der Häufigkeit nach an 3. Stelle, was auch durch die im allgemeinen geringen Fänge an Jugendstadien bezeugt wird.

Ähnlich wie die Rassen des Herings weisen auch die Frühjahr- und Herbstlaicher von *A. tobianus* morphologische Unterschiede auf. Höhere Mittelwerte für die Merkmale Vert. S., D. und P. und niedrigere für A. sind die Kennzeichen der Herbstasse in der Nordsee. In der Ostsee ist die Variabilität dieser Merkmale in bemerkenswerter Weise abgeändert; die Rassen sind in morphologischer Hinsicht einander nähergerückt, die Differenz bei D. ist sogar gänzlich geschwunden. Die Ergebnisse der variationsstatistischen Untersuchungen bestätigen aufs beste die Richtigkeit der an Hand der Reifebestimmungen und des Otolithenbildes vorgenommenen Aufstellung zweier Saisonrassen.

Auch bei *A. marinus* und *A. lanceolatus* wurden Zählungen ausgeführt, um zu prüfen, ob den Variabilitätsänderungen im Gebiet der Nord- und Ostsee innerhalb der Gattung gewisse Gesetzmäßigkeiten zugrunde liegen. Dies ist jedoch nicht der Fall, die Mittelwerte ändern sich bei den einzelnen Arten um recht verschiedene Beträge. Bemerkenswert ist, daß bei allen Arten, sofern der Mittelwert nicht konstant bleibt, eine Veränderung stets in gleicher Richtung erfolgt. Vert. S. und D. zeigen in solchen Fällen Abnahme, A. und P. Zunahme beim Übergang von der Nordsee zur Ostsee.

Die drei Arten teilen sich in die gesamten Variationsbereiche der Gattung in einer Weise, daß sich die Bereiche der einzelnen Arten für jedes Merkmal z. T. sehr stark überschneiden. Dabei nimmt *A. lanceolatus* eine Mittelstellung zwischen *A. tobianus* und *A. marinus* ein. Zur Unterscheidung dieser beiden Arten sind die Merkmale Vert. S. und D. gut brauchbar, da nur wenig Fälle vorkommen, die danach unbestimmbar bleiben, in der Ostsee häufiger als in der Nordsee. Weniger geeignet ist das Merkmal A., das Merkmal P. ist in der Nordsee ganz ungeeignet, in der Ostsee dagegen zur Aussonderung von *A. marinus* sehr nützlich.

Keines der untersuchten morphologischen Merkmale ermöglicht die vollständige Sondernung, da einige Varianten beiden Arten gemeinsam sind, wenn sie auch selten auftreten. Um zu ermitteln, ob in solchen Fällen durch Heranziehung eines weiteren Merkmals die Artzugehörigkeit entschieden werden kann, wurden die Merkmale auf Korrelationserscheinungen hin geprüft. Dabei ergab sich für alle drei Arten bemerkenswerte Übereinstimmung: Zwischen Vert. S. und der Strahlenszahl der unpaaren Flossen (D. und A.) besteht eine ziemlich große positive Korrelation; die Beziehungen zwischen Vert. S. und der Strahlenszahl in der paarigen P. lassen dagegen eine bestimmt gerichtete Korrelation vermissen, sie ist im Mittel gleich null. Durch Hinzunahme des Merkmals P. vermag man also die Zahl der auf Grund der Wirbelsumme unbestimmbaren Exemplare aus der Ostsee weiter einzuengen.

Korrelationserscheinungen zeigen sich auch bei den Mittelwertänderungen von Vert. S. und D., die einander streng parallel verlaufen. Die Mittelwerte für A. und P. ändern sich dagegen unabhängig von jenen.

Schriftenverzeichnis.

- ALTNÖDER, K., 1928: Untersuchungen an den Heringen der westlichen Ostsee und Bericht über die Untersuchungsfahrt zur Feststellung des Vorkommens von Herbstheringslarven in der Laichperiode 1927. Ber. d. Dtsch. wiss. Komm. f. Meeresf., N. F., Bd. 4.
- , 1930: Die Untersuchungsfahrten zur Feststellung des Vorkommens von Herbstheringslarven in den Laichperioden 1928/29. Ber. d. Dtsch. wiss. Komm. f. Meeresf., N. F., Bd. 5.
- , 1932: Bericht über die III. und IV. Untersuchungsfahrt zur Feststellung des Vorkommens der Herbstheringslarven in den Laichperioden 1930 und 1931. Ber. d. Dtsch. wiss. Komm. f. Meeresf., N. F., Bd. 6.
- APSTEIN, C., 1911: Die Verbreitung der pelagischen Fischeier und Larven in der Beltsee und den angrenzenden Meeresteilen 1908/09. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Kiel, Bd. 13.
- BAHR, KL., 1935: Der kleine Sandaal (*Ammodytes tobianus* L.) der Ostsee. Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 33.
- BOEKE, J., 1906: Eier und Jugendformen von Fischen der südlichen Nordsee mit besonderer Berücksichtigung des holländischen Untersuchungsgebietes. Verhandl. Rijksinst. Onderzoek de Zee. I. Deel.
- BOWMAN, A., 1914: The spawning areas of sand-eels in the North-Sea. Fish. Scotland, Sci. Invest. 1913, p. III.
- CLARK, R. S., 1920: The pelagic young and early bottom stages of Teleosteans. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth. Vol. 12.
- DAY, FR., 1884: The Fishes of Great-Britain and Ireland.
- DUNCKER, G., Die Fische der Nordmark. Kiel und Leipzig. Im Erscheinen.
- und MOHR, E., 1935: Die nordeuropäischen *Ammodytes*-Arten des Hamburger Zoologischen Museums. Zool. Anz. Bd. 110, S. 216.

- EHRENBAUM, E., 1904: Eier und Larven von Fischen der Deutschen Bucht. III. Fische mit fest-sitzenden Eiern. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Helgoland, Bd. 6.
- und STRODTMANN, S., 1904: Eier und Jugendformen der Ostseefische. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Helgoland, Bd. 6.
- , 1908: Über Eier und Jugendformen der Seezunge und anderer im Frühjahr laichender Fische der Nordsee. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Helgoland, Bd. 8.
- , 1909: Eier und Larven von Fischen. II. Nordisches Plankton. S. 297–300.
- und MIELCK, W., 1909: Eier und Larven der im Winter laichenden Fische der Nordsee. II. Die Laichverhältnisse von Scholle und Flunder. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Helgoland, Bd. 9.
- , 1936: Naturgeschichte und wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas. Handbuch d. Seefischerei Nordeuropas, Bd. 2.
- FORD, E., 1920: The post-larval stages of *Ammodytes* species captured during the cruises of s.s. "Oithona" in Plymouth waters in the year 1919. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth. Vol. 12.
- FULLARTON, J. H., 1890: On the oviposition and growth of the lesser Sand-eels. 12th Ann. Rep. Fish. Board f. Scotland, pt. III.
- FURNESTIN, J., 1939: Observations diverses sur la ponte de la plie (*Pleuronectes platessa* L.), de l'équille (*Ammodytes tobianus* L.) au Sandettié et sur la présence de la Sardine (*Clupea pilchardus* WALB.) et l'extension de son aire de ponte en Mer du Nord et en Manche. Cons. Perm. Internat. p. l'Explor. de la Mer. Rapp. et Proc.-Verb., Bd. 111.
- GOTTBERG, G., 1910: *Ammodytes arternia* vid Finlands Kuster. Acta Soc. Fauna et Flora Fennica 33, Nr. 5.
- HEINEN, A., 1912: Die planktonischen Fischeier und Larven der Ostsee. Untersuchungen während der Laichperiode 1910/11. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Kiel, Bd. 14.
- HENSEN, V., 1919: Die treibenden Fischeier und Fischlarven der westlichen Ostsee vom 19. März bis Anfang November 1912. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Kiel, Bd. 18.
- JOHANNSEN, W., 1926: Elemente der exakten Erblchkeitslehre mit Grundzügen der biologischen Variationsstatistik. Jena 1926.
- KÄNDLER, R., 1935: Rassenkundliche Untersuchungen an Plattfischen. I. Variabilitätsstudien an den Flossenstrahlen- und Wirbelzahlen der Ostseeschollen. Ber. d. Dtsch. Wiss. Komm. f. Meeresf., N. F., Bd. 7.
- , 1937: Beobachtungen über die Laichzeiten der *Ammodytes*-Arten in Nord- und Ostsee. Zool. Anz. Bd. 118.
- und WATTENBERG, H., 1939: Einige Ergebnisse der Untersuchungsfahrten mit dem Reichsforschungsdampfer „Poseidon“ in der westlichen Ostsee 1938. Ber. d. Dtsch. wiss. Komm. f. Meeresf., N. F., Bd. 9.
- KRÖYER, H. N., 1853: Danmarks Fiske.
- MARQUARD, O., 1935: Beitrag zur Lachsfrage im Ostseegebiet. Die Deutsche Fischwirtschaft. 2. Jahrg., H. 22.
- MASTERMAN, A. T., 1895: The life history and growth rate of the lesser Sand-Eel (*Ammodytes tobianus* L.). Annals and magaz. of nat. hist. 6. Ser. Vol. 16.
- MCINTOSH, W. C., 1889: On the pelagic fauna of the Bay of St. Andrews. 7th Ann. Rep. Fish. Board f. Scotl., pt. III.
- MCINTOSH, W. C. and PRINCE, E. E., 1890: On the development and life histories of the Teleostean food- and other fishes. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 35.
- , 1890: On the eggs and early stages of the Sand-Eels. 9th Ann. Rep. Fish. Board f. Scotland, pt. III.
- and MASTERMAN, A. T., 1897: The life-histories of the British marine food-fishes.
- MIELCK, W., 1926: Untersuchungen über die pelagische Fischbrut (Eier und Larven) in der Ostsee im April 1925. Ber. d. Dtsch. Wiss. Komm. f. Meeresf., N. F., Bd. 2.
- und KÜNNE, C., 1935: Fischbrut- und Planktonuntersuchungen auf dem Reichsforschungsdampfer „Poseidon“ in der Ostsee Mai–Juni 1931. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Helgoland, Bd. 19.
- MÖBIUS, K. und HEINCKE, FR., 1883: Die Fische der Ostsee.

- MOHR, E., 1927: *Ammodytiiformes*. Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil XII.
- MOREAU, E., 1881: Poissons de la France.
- NORDQVIST, O., 1901: År 1900 verkställda undersökningar rörande några hafs fiskars lek och förekomsten af deras ägg och yngel i Finska viken. Act. Soc. Fauna Flora Fenn. XX.
- PETERSEN, C. G. JOH., 1893: On the biology of our flat-fishes and on the decrease of our flat-fish fisheries. Rep. Dan. Biol. Stat., Bd. 4.
- RAJTT, D. S., 1934: A preliminary account of the sandeels of Scottish waters. Journ. Cons. Intern. Explor. Mer. Vol. 9.
- REDEKE, H. C. und VAN BREEMEN, P. J., 1908: Verbreitung der planktonischen Eier und Larven einiger Nutzfische in der südlichen Nordsee. Verhandl. Rijksinst. Onderzoek de Zee. 1. Deel.
- RUSSELL, F. S., 1930—37: The seasonal abundance and distribution of the pelagic young of Teleostean fishes caught in the ring-trawl on offshore waters in the Plymouth area. Part. I—IV. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth. Vol. 16 (1930); Vol. 20 (1935); Vol. 20 (1936); Vol. 21 (1937).
- SCHNAKENBECK, W., 1928: Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung einiger Meeresfische. Ber. d. Dtsch. wiss. Komm. f. Meeresf., N. F., Bd. 4.
- SCHULZ, B., 1938: Die hydrographischen Arbeiten der Deutschen wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung (1934—1937). Ber. d. Dtsch. wiss. Komm. f. Meeresf., N. F., Bd. 9.
- SMITT, F. A., 1895: A history of Scandinavian fishes. Vol. II.
- STRODTMANN, S., 1906: Laichen und Wandern der Ostseefische. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Helgoland, Bd. 7.
- , 1937: Eier und Larven der im Winter laichenden Fische der Nordsee. I. Einleitung und Übersicht über die Fahrten nebst Fangtabellen. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Helgoland, Bd. 8.
- , 1918: Weitere Untersuchungen über Ostseefische. Wiss. Meeresunters., N. F., Abt. Helgoland, Bd. 14.
- TESCH, J. J., 1909: Eier und Larven einiger im Frühjahr laichender Fische besonders der südlichen Nordsee. Verhandl. Rijksinst. Onderzoek de Zee. 2. Deel.
- YARREL, W., 1859: British fishes.

Tabelle I—IV. Variationsreihen der Wirbelsumme und

Tabelle I
Ammodytes lanceolatus.

| Fangort | Datum | Vert. S. | | | | | | | Dorsal | | | | | | |
|-------------|-------------|----------|----|----|----|----|----------|----------|--------|----|----|----|----|----|--|
| | | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | <i>n</i> | <i>M</i> | 53 | 54 | 55 | 56 | 57 | 58 | |
| Cuxhaven | V. 1935 | 8 | 31 | 46 | 17 | 2 | 104 | 66,75 | — | 3 | 17 | 42 | 34 | 8 | |
| Helgoland | IV./XII. 35 | — | 10 | 10 | 2 | — | 22 | 66,64 | — | — | 6 | 7 | 7 | 1 | |
| Fehmarnbelt | XI. 1937 | — | 3 | 2 | — | — | 5 | 66,40 | — | — | 2 | 2 | 1 | — | |
| Travemünde | VI. 1936 | 2 | 46 | 47 | 26 | 2 | 123 | 66,84 | — | 5 | 29 | 57 | 26 | 6 | |
| Kolberg | IX. 1935 | 1 | 4 | 19 | 2 | 2 | 28 | 67,00 | 1 | 1 | 6 | 9 | 8 | 2 | |
| Kolberg | VI. 1936 | 2 | 34 | 45 | 18 | 1 | 100 | 66,82 | — | 6 | 25 | 39 | 24 | 5 | |
| Neukuhren | X. 1936 | 1 | 7 | 22 | 7 | — | 37 | 66,95 | — | 1 | 6 | 15 | 12 | 2 | |

Tabelle II.
Ammodytes marinus.

| Fangort | Datum | Vert. S. | | | | | | | | | | | Dorsal | | | |
|---------------------|---------------|----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----------|----------|--------|----|----|----|
| | | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | 70 | 71 | 72 | 73 | <i>n</i> | <i>M</i> | 56 | 57 | 58 | 59 |
| Island | 1934/35 | — | — | — | — | 2 | 10 | 6 | 8 | 5 | 31 | 71,13 | — | — | 1 | 1 |
| Helgoland | IV. 1935 | — | — | — | 4 | 2 | 11 | 9 | 2 | — | 28 | 70,11 | — | — | 3 | 6 |
| Loreleybank | VIII. 1936 | | | | | | | | | | | | | | | |
| | u. IV. 1937 | — | — | 1 | 3 | 14 | 18 | 3 | — | — | 39 | 69,49 | — | — | 6 | 12 |
| Hoofden | I. 1935 | | | | | | | | | | | | | | | |
| | u. II. 1936 | — | — | — | 4 | 9 | 3 | — | — | — | 16 | 69,94 | — | 2 | 3 | 4 |
| Pommersche Bucht | VI. 1932 | — | — | — | — | 2 | 2 | — | 1 | — | 5 | 70,00 | — | — | 1 | 3 |
| Kolberg | VII. 1936 | 1 | 7 | 30 | 73 | 63 | 36 | 6 | 1 | — | 217 | 68,51 | 16 | 54 | 65 | 56 |
| Bornholm- becken | III. 1935 | — | 2 | 10 | 30 | 22 | 9 | 1 | 1 | — | 74 | 68,39 | | | | |
| Neukuhren | II./III. 1931 | — | 1 | 5 | 15 | 13 | 13 | 6 | 1 | — | 54 | 69,00 | 3 | 4 | 8 | 7 |
| Neukuhren | V./X. 1936 | — | — | 2 | 24 | 21 | 10 | 2 | 1 | — | 60 | 68,82 | — | 4 | 11 | 13 |

Tabelle III
Ammodytes tobianus Frühjahrslaicher

| Fangort | Datum | Vert. S. | | | | | | | | | | Dorsal | | | | | | | |
|-------------|-----------|----------|----|----|----|----|----|----|----|----------|----------|--------|----|----|----|----|----|----|--|
| | | 60 | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | <i>n</i> | <i>M</i> | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | |
| Cuxhaven | V. 1935 | — | — | 3 | 17 | 7 | 2 | — | — | 29 | 63,28 | — | — | — | 4 | 8 | 11 | 1 | |
| | VI. 1935 | — | 3 | 30 | 36 | 31 | 8 | — | — | 108 | 63,10 | — | — | — | 13 | 21 | 21 | 6 | |
| | IV. 1936 | — | 1 | 12 | 7 | 12 | 1 | — | — | 33 | 63,00 | — | — | 1 | 4 | 12 | 12 | 3 | |
| | IV. 1936 | — | 4 | 23 | 45 | 26 | 6 | — | — | 104 | 63,07 | — | — | 2 | 4 | 21 | 10 | 5 | |
| | XI. 1936 | | | | | | | | | | | — | — | 2 | 18 | 31 | 26 | 14 | |
| Schleimünde | IX. 1936 | 2 | 9 | 34 | 77 | 40 | 16 | — | — | 178 | 63,08 | | | | | | | | |
| Travemünde | VI. 1936 | — | 2 | 29 | 37 | 30 | 10 | — | — | 108 | 63,15 | — | — | 4 | 13 | 39 | 33 | 15 | |
| | IX. 1936 | — | 2 | 26 | 51 | 37 | 6 | 1 | — | 123 | 63,18 | | | | | | | | |
| | IX. 1936 | — | 5 | 18 | 41 | 23 | 5 | 1 | — | 93 | 63,09 | | | | | | | | |
| Swinemünde | IX. 1935 | 1 | 5 | 24 | 48 | 46 | 10 | — | — | 134 | 63,22 | — | — | 2 | 19 | 41 | 44 | 25 | |
| | VII. 1936 | — | — | 6 | 5 | 2 | 1 | 1 | — | 15 | 63,07 | — | — | — | 2 | 6 | 6 | 1 | |
| Kolberg | VI. 1936 | — | 5 | 12 | 35 | 25 | 7 | — | — | 84 | 63,20 | — | — | 4 | 12 | 22 | 28 | 15 | |
| Neukuhren | V. 1936 | — | 6 | 16 | 28 | 32 | 10 | 3 | — | 95 | 63,35 | 1 | — | 4 | 12 | 28 | 26 | 17 | |
| Loppönnen | VI. 1936 | 1 | 2 | 21 | 28 | 27 | 7 | 3 | 1 | 90 | 63,29 | | | | | | | | |
| | VII. 1936 | — | 3 | 9 | 18 | 9 | 2 | — | — | 41 | 62,95 | — | — | 2 | 6 | 20 | 12 | 1 | |

der Strahlenzahl in Rücken-, After- und rechter Brustflosse.

(Fortsetzung).

Ammodytes lanceolatus.

| flosse | | | Analflosse | | | | | | | | r. Brustflosse | | | | | |
|--------|-----|-------|------------|----|----|----|----|----|-----|-------|----------------|----|----|----|-----|-------|
| 59 | n | M | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | n | M | 12 | 13 | 14 | 15 | n | M |
| — | 104 | 56,26 | 2 | 9 | 39 | 39 | 16 | — | 105 | 29,55 | 2 | 65 | 37 | 1 | 105 | 13,35 |
| — | 21 | 56,14 | 1 | — | 9 | 10 | 2 | — | 22 | 29,55 | — | 9 | 1 | — | 10 | 13,10 |
| — | 5 | 55,80 | 1 | — | — | 3 | 1 | — | 5 | 29,60 | — | 1 | 4 | — | 5 | 13,80 |
| — | 123 | 55,99 | 1 | 5 | 46 | 50 | 17 | 4 | 123 | 29,72 | — | 70 | 53 | — | 123 | 13,43 |
| — | 27 | 56,04 | — | — | 11 | 11 | 4 | 1 | 27 | 29,81 | — | — | — | — | — | — |
| 1 | 100 | 56,00 | — | 1 | 32 | 50 | 15 | 2 | 100 | 29,85 | 1 | 50 | 49 | — | 100 | 13,48 |
| — | 36 | 56,22 | — | 2 | 12 | 15 | 7 | 1 | 37 | 29,81 | — | 13 | 24 | — | 37 | 13,65 |

(Fortsetzung)

Ammodytes marinus.

| flosse | | | | | Analflosse | | | | | | | | r. Brustflosse | | | | | | |
|--------|----|----|-----|-------|------------|----|----|-----|----|----|-----|-------|----------------|----|-----|----|----|-----|-------|
| 60 | 61 | 62 | n | M | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | n | M | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | n | M |
| 7 | 2 | 2 | 13 | 60,23 | — | 1 | 3 | 5 | 3 | 1 | 13 | 31,00 | — | 7 | 6 | 1 | — | 14 | 13,57 |
| 6 | 5 | — | 20 | 59,65 | — | 2 | 4 | 12 | 4 | 1 | 23 | 30,91 | 4 | 7 | 14 | — | — | 25 | 13,40 |
| 15 | 6 | — | 39 | 59,54 | — | 2 | 17 | 17 | 3 | — | 39 | 30,54 | — | 23 | 15 | 1 | — | 39 | 13,44 |
| 6 | 1 | — | 16 | 59,16 | — | 1 | 10 | 4 | 1 | — | 16 | 30,31 | — | — | 2 | 3 | — | 5 | 14,6 |
| — | 1 | — | 5 | 59,20 | — | — | — | 3 | 2 | — | 5 | 31,40 | — | 4 | 113 | 97 | 3 | 217 | 14,46 |
| 19 | 6 | 1 | 217 | 58,14 | — | 9 | 44 | 101 | 55 | 8 | 217 | 31,04 | — | — | — | — | — | — | — |
| 3 | — | — | 25 | 58,12 | — | 1 | 7 | 8 | 7 | 1 | 24 | 31,00 | — | 2 | 14 | 9 | 1 | 26 | 14,35 |
| 5 | 2 | — | 35 | 58,71 | — | 5 | 14 | 12 | 5 | — | 36 | 30,47 | — | — | 11 | 25 | 3 | 39 | 14,80 |

(Fortsetzung)

Ammodytes tobianus Frühjahrslaicher.

| flosse | | | | Analflosse | | | | | | | | | | r. Brustflosse | | | | | | |
|--------|----|-----|-------|------------|----|----|----|----|----|----|----|-----|-------|----------------|----|-----|----|----|-----|-------|
| 56 | 57 | n | M | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | n | M | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | n | M |
| 1 | — | 25 | 53,48 | — | — | — | 5 | 11 | 7 | — | — | 23 | 28,09 | — | — | — | — | — | — | — |
| 2 | — | 63 | 53,41 | — | 1 | 2 | 28 | 59 | 40 | 2 | — | 132 | 28,07 | — | — | — | — | — | — | — |
| 1 | — | 33 | 53,45 | — | — | — | 7 | 16 | 8 | 2 | — | 33 | 28,15 | — | — | — | — | — | — | — |
| — | — | 42 | 53,29 | — | — | 1 | 16 | 52 | 28 | 7 | — | 104 | 28,23 | — | — | — | — | — | — | — |
| 1 | — | 92 | 53,38 | — | — | 5 | 18 | 42 | 26 | 3 | — | 94 | 28,06 | — | 12 | 89 | 12 | — | 113 | 12,00 |
| — | — | — | — | — | — | 3 | 15 | 64 | 72 | 22 | 2 | 178 | 28,57 | — | 13 | 121 | 43 | 1 | 178 | 12,18 |
| 4 | — | 108 | 53,50 | — | — | — | 13 | 43 | 42 | 8 | 2 | 108 | 28,47 | — | 8 | 83 | 14 | 2 | 107 | 12,09 |
| — | — | — | — | — | — | — | 10 | 47 | 56 | 12 | 1 | 126 | 28,58 | — | 4 | 91 | 31 | — | 126 | 12,21 |
| — | — | — | — | — | — | 3 | 12 | 22 | 43 | 11 | 2 | 93 | 28,57 | — | 2 | 70 | 21 | — | 93 | 12,20 |
| 2 | 1 | 134 | 53,60 | — | — | 1 | 10 | 43 | 54 | 21 | 5 | 134 | 28,74 | — | 6 | 98 | 28 | 1 | 133 | 12,18 |
| — | — | 15 | 53,40 | — | — | — | 1 | 4 | 9 | 1 | — | 15 | 28,67 | — | — | 13 | 2 | — | 15 | 12,13 |
| 3 | — | 84 | 53,56 | — | — | — | 5 | 17 | 36 | 24 | 2 | 84 | 29,01 | — | 5 | 53 | 26 | — | 84 | 12,25 |
| 6 | 1 | 95 | 53,61 | — | — | 3 | 6 | 26 | 40 | 15 | 5 | 95 | 28,77 | — | — | 10 | 4 | — | 14 | 12,29 |
| — | — | — | — | — | — | 1 | 7 | 25 | 40 | 15 | 2 | 90 | 28,74 | — | 2 | 56 | 32 | — | 90 | 12,33 |
| — | — | 41 | 53,10 | — | — | — | 2 | 17 | 15 | 6 | 1 | 41 | 28,68 | — | 1 | 31 | 9 | — | 41 | 12,20 |

Tabelle IV
Ammodytes tobianus Herbstlaicher.

| Fangort | Datum | Vert. S. | | | | | | | | | | | | Dorsal | | | | | | | | | |
|---------------|---------------|----------|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-------|----|--------|----|----|----|----|----|----|--|--|--|
| | | 60 | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | 68 | n | M | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 | | | |
| Helgoland | IV. 1935 | — | 2 | 5 | 33 | 69 | 45 | 5 | 1 | 1 | 161 | 64,08 | | | | | | | | | | | |
| | XII. 1935 | — | 1 | 9 | 25 | 55 | 39 | 4 | 3 | 1 | 137 | 64,10 | | | | | | | | | | | |
| Loreleybank | VIII. 1936 | — | 1 | 5 | 39 | 68 | 37 | 11 | 2 | — | 163 | 64,08 | — | — | 1 | 8 | 34 | 58 | 37 | 20 | | | |
| | IX. 1936 | — | 1 | 5 | 19 | 48 | 26 | 6 | — | — | 105 | 64,06 | | | | | | | | | | | |
| Hoofden | I. 35./II. 36 | — | — | — | 6 | 9 | 3 | — | — | — | 18 | 63,83 | — | — | — | 1 | 7 | 6 | 3 | — | | | |
| Travemünde | VI. 1936 | — | 4 | 11 | 21 | 20 | 8 | 4 | 2 | — | 70 | 63,53 | — | — | 4 | 8 | 25 | 18 | 10 | 3 | | | |
| | IX. 1936 | — | 1 | 12 | 32 | 28 | 9 | 2 | — | — | 84 | 63,45 | | | | | | | | | | | |
| Kolberg | V. 1936 | — | 4 | 10 | 33 | 25 | 15 | 3 | 1 | — | 91 | 63,55 | | | | | | | | | | | |
| | VIII. 1936 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| N. v. Kolberg | VIII. 1936 | 2 | 6 | 8 | 25 | 40 | 11 | 3 | 1 | — | 96 | 63,51 | 1 | 1 | 5 | 10 | 25 | 26 | 21 | 4 | | | |
| Neukuhren | V. 1936 | 3 | 4 | 18 | 44 | 51 | 23 | 9 | — | — | 152 | 63,59 | 1 | 1 | 4 | 16 | 52 | 41 | 30 | 5 | | | |
| Loppönnen | VI./VII. 1936 | 2 | 3 | 14 | 23 | 24 | 5 | 1 | 1 | — | 73 | 63,21 | — | — | 2 | 13 | 22 | 23 | 9 | 3 | | | |
| Neukuhren | X. 1936 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Tabelle V.

Korrelationstabellen über die Variation der Wirbelzahl und der Flossenstrahlzahl in Rücken-, After- und rechter Brustflosse.

1. *Ammodytes tobianus* Frühjahrslaicher, Ostsee.

| D. | Vert. S. | | | | | | |
|----|----------|----|----|----|----|----|-----|
| | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | n |
| 49 | — | 1 | — | — | — | — | 1 |
| 50 | — | — | — | — | — | — | — |
| 51 | 5 | 4 | 1 | — | — | — | 10 |
| 52 | 3 | 18 | 10 | 2 | — | — | 33 |
| 53 | 3 | 31 | 45 | 12 | 1 | 1 | 93 |
| 54 | — | 5 | 29 | 36 | 6 | 1 | 77 |
| 55 | — | 1 | 3 | 20 | 10 | — | 34 |
| 56 | — | — | — | 3 | 6 | 1 | 10 |
| 57 | — | — | — | — | — | 1 | 1 |
| n | 11 | 60 | 88 | 73 | 23 | 4 | 259 |

| Vert. S. | | | | | | | |
|----------|----|----|----|----|----|----|----------|
| A. | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | <i>n</i> |
| 26 | 3 | — | — | — | — | — | 3 |
| 27 | — | 11 | 8 | 3 | — | — | 22 |
| 28 | 7 | 31 | 31 | 17 | 4 | — | 90 |
| 29 | 1 | 14 | 40 | 38 | 10 | 3 | 106 |
| 30 | — | 3 | 9 | 10 | 7 | 1 | 30 |
| 31 | — | 1 | 5 | 5 | 2 | — | 8 |
| <i>n</i> | 11 | 60 | 88 | 73 | 23 | 4 | 259 |

(Fortsetzung).

Ammodytes tobianus Herbstlaicher.

| flosse | | | | Analflosse | | | | | | | | | | r. Brustflosse | | | | | | | |
|--------|----|----------|----------|------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----------|----------------|----|----|----|----|----|----------|----------|
| 57 | 58 | <i>n</i> | <i>M</i> | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | <i>n</i> | <i>M</i> | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | <i>n</i> | <i>M</i> |
| 2 | — | 160 | 54,19 | — | 1 | 3 | 9 | 13 | 9 | 1 | — | — | 36 | 27,81 | | | | | | | |
| | | | | 1 | — | 12 | 60 | 62 | 25 | 3 | — | — | 163 | 27,65 | 1 | 2 | 77 | 69 | 1 | 150 | 12,45 |
| — | — | 17 | 53,65 | — | — | 2 | 9 | 6 | 1 | — | — | — | 18 | 27,33 | — | 2 | 48 | 53 | — | 103 | 12,50 |
| 1 | 1 | 70 | 53,57 | — | — | 1 | 19 | 29 | 16 | 5 | — | — | 70 | 28,07 | — | 3 | 39 | 29 | — | 71 | 12,37 |
| | | | | — | — | 2 | 18 | 39 | 18 | 6 | 1 | — | 84 | 28,13 | — | — | 38 | 44 | 2 | 84 | 12,57 |
| | | | | — | — | 1 | 20 | 25 | 23 | 11 | — | — | 80 | 28,29 | | | | | | | |
| | | | | — | — | 4 | 16 | 58 | 66 | 10 | 2 | — | 156 | 28,44 | — | 1 | 73 | 78 | 4 | 156 | 12,54 |
| — | — | 93 | 53,57 | 1 | 1 | 3 | 21 | 29 | 32 | 7 | 2 | — | 96 | 28,19 | | | | | | | |
| 2 | — | 152 | 53,61 | — | 1 | 6 | 21 | 65 | 51 | 6 | — | — | 150 | 28,18 | — | 2 | 36 | 35 | — | 73 | 12,45 |
| — | 1 | 73 | 53,52 | — | — | 1 | 12 | 31 | 24 | 4 | — | 1 | 73 | 28,31 | — | 2 | 89 | 93 | 2 | 186 | 12,51 |
| | | | | | | | | | | | | | | | — | — | 15 | 18 | 1 | 34 | 12,59 |

| Vert. S. | | | | | | | |
|----------|----|----|----|----|----|----|-----|
| P. | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | n |
| 11 | — | 2 | 2 | 2 | — | — | 6 |
| 12 | 5 | 18 | 37 | 29 | 7 | 1 | 97 |
| 13 | 3 | 7 | 19 | 5 | 3 | — | 37 |
| n | 8 | 27 | 58 | 36 | 10 | 1 | 140 |

2. *Ammodytes tobianus* Herbstlaicher, Ostsee.

| Vert. S. | | | | | | | | | |
|----------|----|----|----|-----|-----|----|----|----|-----|
| D. | 60 | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | n |
| 49 | 2 | — | — | — | — | — | — | — | 2 |
| 50 | 3 | 1 | — | 1 | — | — | — | — | 5 |
| 51 | 2 | 5 | 4 | 2 | 1 | — | — | — | 14 |
| 52 | — | 5 | 18 | 15 | 6 | 1 | — | — | 45 |
| 53 | — | 5 | 21 | 58 | 36 | 2 | 2 | — | 124 |
| 54 | — | 1 | 7 | 26 | 59 | 13 | 2 | — | 108 |
| 55 | — | — | 1 | 9 | 26 | 25 | 9 | — | 70 |
| 56 | — | — | — | 2 | 4 | 6 | 2 | 2 | 16 |
| 57 | — | — | — | — | — | — | 2 | 1 | 3 |
| 58 | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 |
| n | 7 | 17 | 51 | 113 | 132 | 47 | 17 | 4 | 388 |

| Vert. S. | | | | | | | | | |
|----------|----|----|----|-----|-----|----|----|----|-----|
| A. | 60 | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | n |
| 24 | — | — | — | 1 | — | — | — | — | 1 |
| 25 | — | 2 | — | — | — | — | — | — | 2 |
| 26 | — | 2 | 1 | 5 | 2 | 1 | — | — | 11 |
| 27 | 3 | 3 | 19 | 27 | 19 | 1 | 1 | — | 73 |
| 28 | 2 | 8 | 25 | 53 | 48 | 11 | 7 | — | 154 |
| 29 | 1 | 1 | 6 | 25 | 58 | 23 | 8 | 1 | 123 |
| 30 | 1 | 1 | — | 1 | 7 | 10 | 1 | 1 | 22 |
| 31 | — | — | — | — | — | 1 | — | 1 | 2 |
| 32 | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 |
| n | 7 | 17 | 51 | 112 | 134 | 47 | 17 | 4 | 389 |

| P. | Vert. S. | | | | | | | | n |
|----|----------|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | 60 | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | |
| 11 | — | — | — | — | 1 | — | 1 | — | 2 |
| 12 | 1 | 1 | 8 | 11 | 10 | 4 | — | 1 | 36 |
| 13 | 1 | 2 | 6 | 12 | 13 | 1 | — | — | 35 |
| n | 2 | 3 | 14 | 23 | 24 | 5 | 1 | 1 | 73 |

3. *Ammodytes tobianus* Herbstlaicher, Nordsee.

| Vert. S. | | | | | | | | |
|----------|----|----|----|----|----|----|----|----------|
| D. | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | <i>n</i> |
| 51 | — | — | 1 | — | — | — | — | 1 |
| 52 | — | 2 | 5 | 1 | — | — | — | 8 |
| 53 | 1 | 3 | 15 | 12 | 3 | — | — | 34 |
| 54 | — | — | 13 | 37 | 7 | 1 | — | 58 |
| 55 | — | — | 4 | 14 | 16 | 3 | — | 37 |
| 56 | — | — | — | 2 | 10 | 7 | 1 | 20 |
| 57 | — | — | — | — | 1 | — | 1 | 2 |
| <i>n</i> | 1 | 5 | 38 | 66 | 37 | 11 | 2 | 160 |

| Vert. S. | | | | | | | | |
|----------|----|----|----|----|----|----|----|----------|
| A. | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | <i>n</i> |
| 24 | — | — | 1 | — | — | — | — | 1 |
| 25 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 26 | — | — | 6 | 3 | 3 | — | — | 12 |
| 27 | 1 | 3 | 20 | 28 | 6 | 2 | — | 60 |
| 28 | — | 2 | 12 | 28 | 16 | 4 | — | 62 |
| 29 | — | — | — | 8 | 10 | 5 | 2 | 25 |
| 30 | — | — | — | 1 | 2 | — | — | 3 |
| <i>n</i> | 1 | 5 | 39 | 68 | 37 | 11 | 2 | 160 |

| P. | Vert. S. | | | | | | | |
|----------|----------|----|----|-----|----|----|----|----------|
| | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | <i>n</i> |
| 10 | — | — | — | 1 | — | — | — | 1 |
| 11 | — | — | 1 | 2 | 1 | — | — | 4 |
| 12 | 2 | 9 | 28 | 52 | 28 | 6 | — | 125 |
| 13 | — | 3 | 28 | 49 | 30 | 10 | 2 | 122 |
| 14 | — | — | — | 1 | — | — | — | 1 |
| <i>n</i> | 2 | 12 | 57 | 105 | 59 | 16 | 2 | 253 |

4. *Ammodytes lanceolatus*, Ostsee.

| D. | Vert. S. | | | | | <i>n</i> |
|----------|----------|----|----|----|----|----------|
| | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | |
| 54 | — | 5 | — | — | — | 5 |
| 55 | 2 | 20 | 7 | — | — | 29 |
| 56 | — | 20 | 29 | 7 | 1 | 57 |
| 57 | — | 1 | 11 | 13 | 1 | 26 |
| 58 | — | — | — | 6 | — | 6 |
| <i>n</i> | 2 | 46 | 47 | 26 | 2 | 123 |

Vert. S.

| A. | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | n |
|----|----|----|----|----|----|-----|
| 27 | — | 1 | — | — | — | 1 |
| 28 | 1 | 1 | 3 | — | — | 5 |
| 29 | — | 27 | 15 | 4 | — | 46 |
| 30 | 1 | 15 | 20 | 12 | 2 | 50 |
| 31 | — | 2 | 7 | 8 | — | 17 |
| 32 | — | — | 2 | 2 | — | 4 |
| n | 2 | 46 | 47 | 26 | 2 | 123 |

Vert. S.

| P. | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | n |
|----|----|----|----|----|----|-----|
| 13 | 2 | 27 | 23 | 17 | 1 | 70 |
| 14 | — | 19 | 24 | 9 | 1 | 53 |
| n | 2 | 46 | 47 | 26 | 2 | 123 |

5. *Ammodytes marinus*, Ostsee.

Vert. S.

| D. | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | 70 | 71 | 72 | n |
|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|
| 56 | — | 1 | 4 | 3 | 1 | — | — | — | 9 |
| 57 | — | 1 | 9 | 13 | 1 | 1 | — | — | 25 |
| 58 | — | — | 2 | 15 | 8 | 2 | — | — | 27 |
| 59 | — | — | 1 | 1 | 16 | 14 | 1 | — | 33 |
| 60 | — | — | — | — | 2 | 4 | 1 | 1 | 8 |
| 61 | — | — | — | — | 1 | 1 | — | — | 2 |
| 62 | — | — | — | — | — | 1 | — | — | 1 |
| n | — | 2 | 16 | 32 | 29 | 23 | 2 | 1 | 105 |

Vert. S.

| A. | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | 70 | 71 | 72 | n |
|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|
| 29 | — | 1 | 1 | 1 | — | — | — | — | 3 |
| 30 | — | — | 9 | 4 | 3 | 3 | — | — | 19 |
| 31 | — | 1 | 6 | 21 | 12 | 8 | 1 | — | 49 |
| 32 | — | — | — | 6 | 13 | 11 | — | — | 30 |
| 33 | — | — | — | — | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 |
| n | — | 2 | 16 | 32 | 29 | 23 | 2 | 1 | 105 |

Vert. S.

| P. | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | 70 | 71 | 72 | n |
|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|
| 13 | — | — | 1 | 1 | 1 | 1 | — | — | 4 |
| 14 | 1 | 4 | 17 | 39 | 29 | 20 | 2 | 1 | 113 |
| 15 | — | 3 | 12 | 33 | 31 | 14 | 4 | — | 97 |
| 16 | — | — | — | — | 2 | 1 | — | — | 3 |
| n | 1 | 7 | 30 | 73 | 64 | 36 | 6 | 1 | 217 |